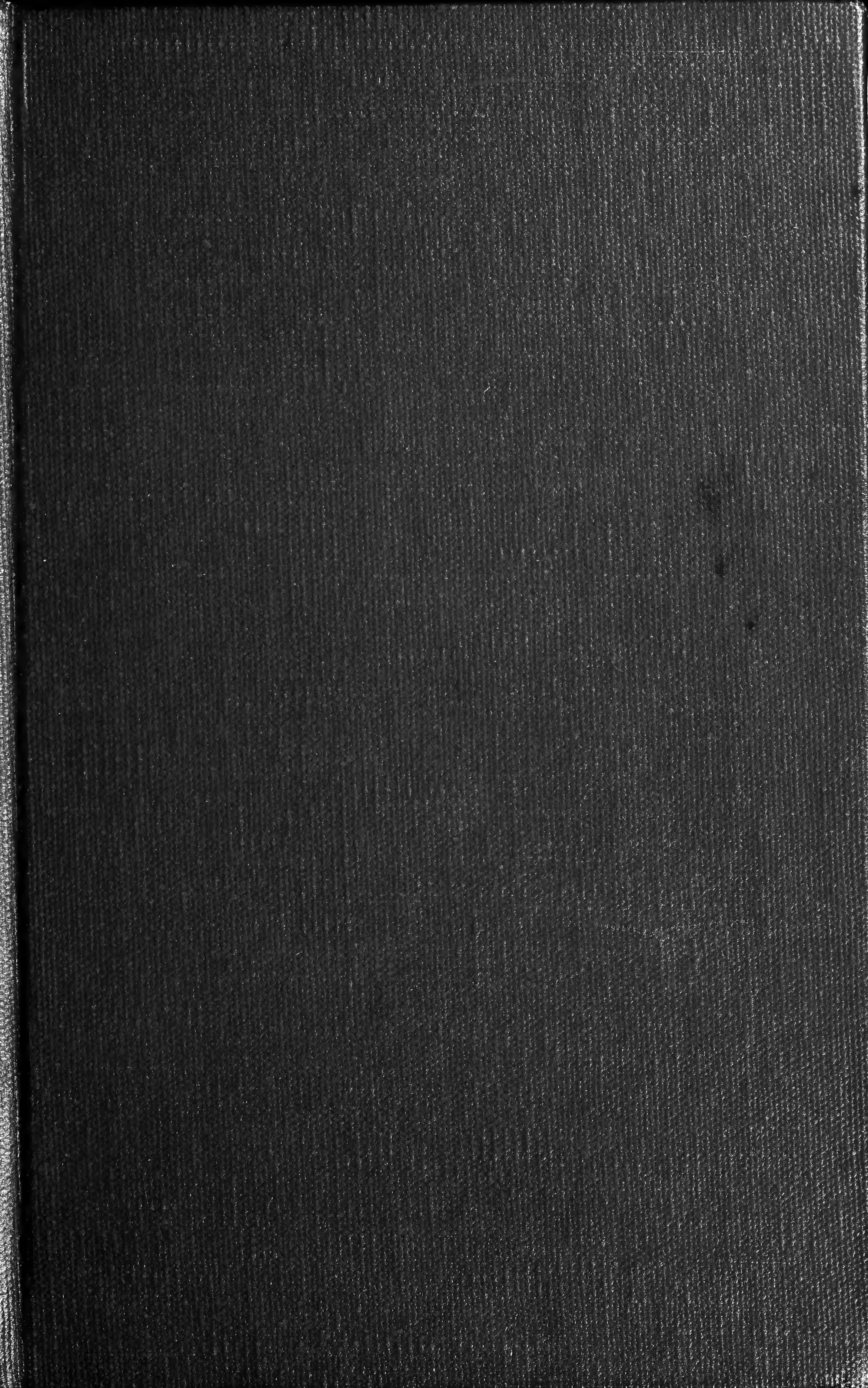
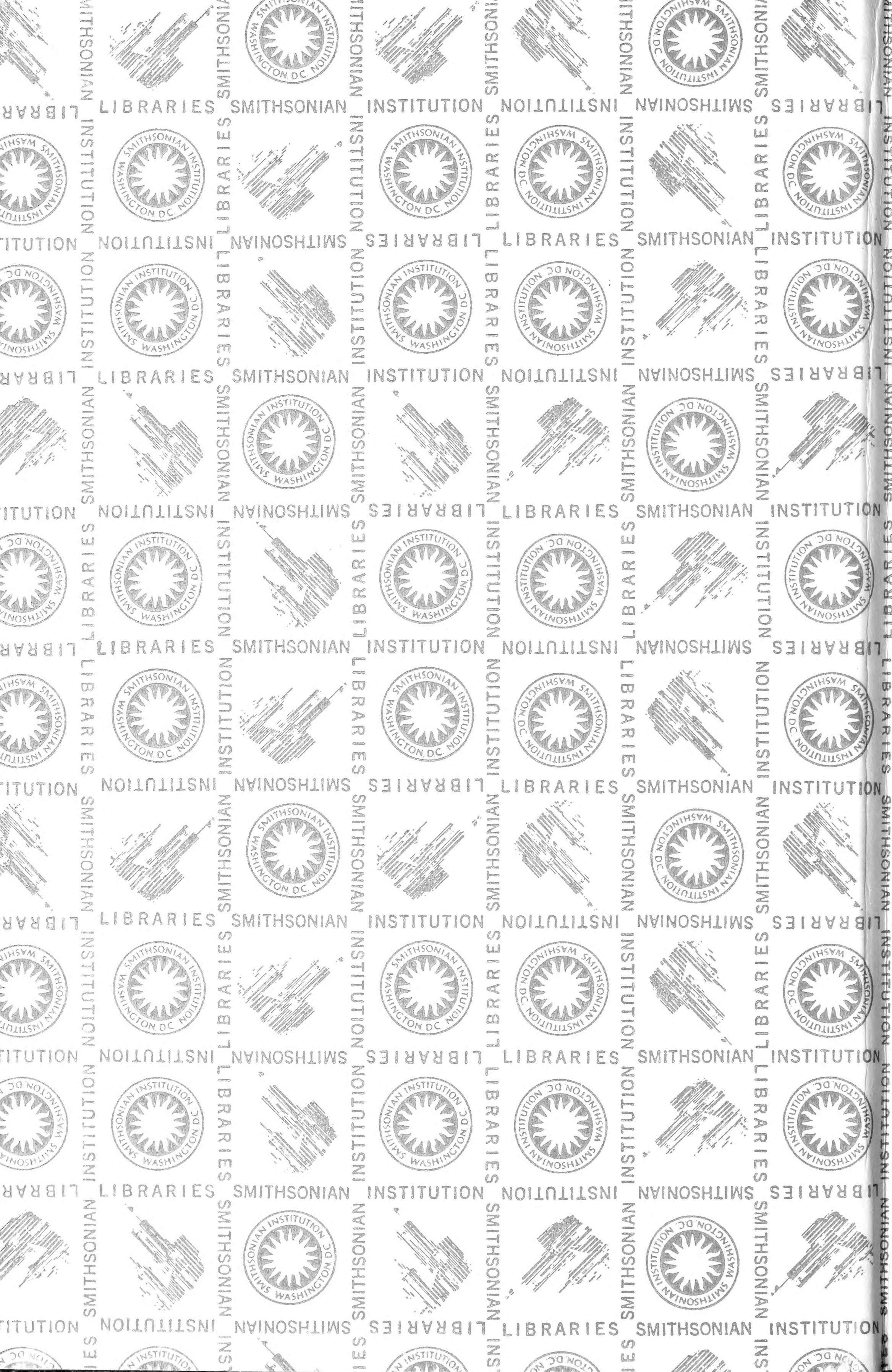
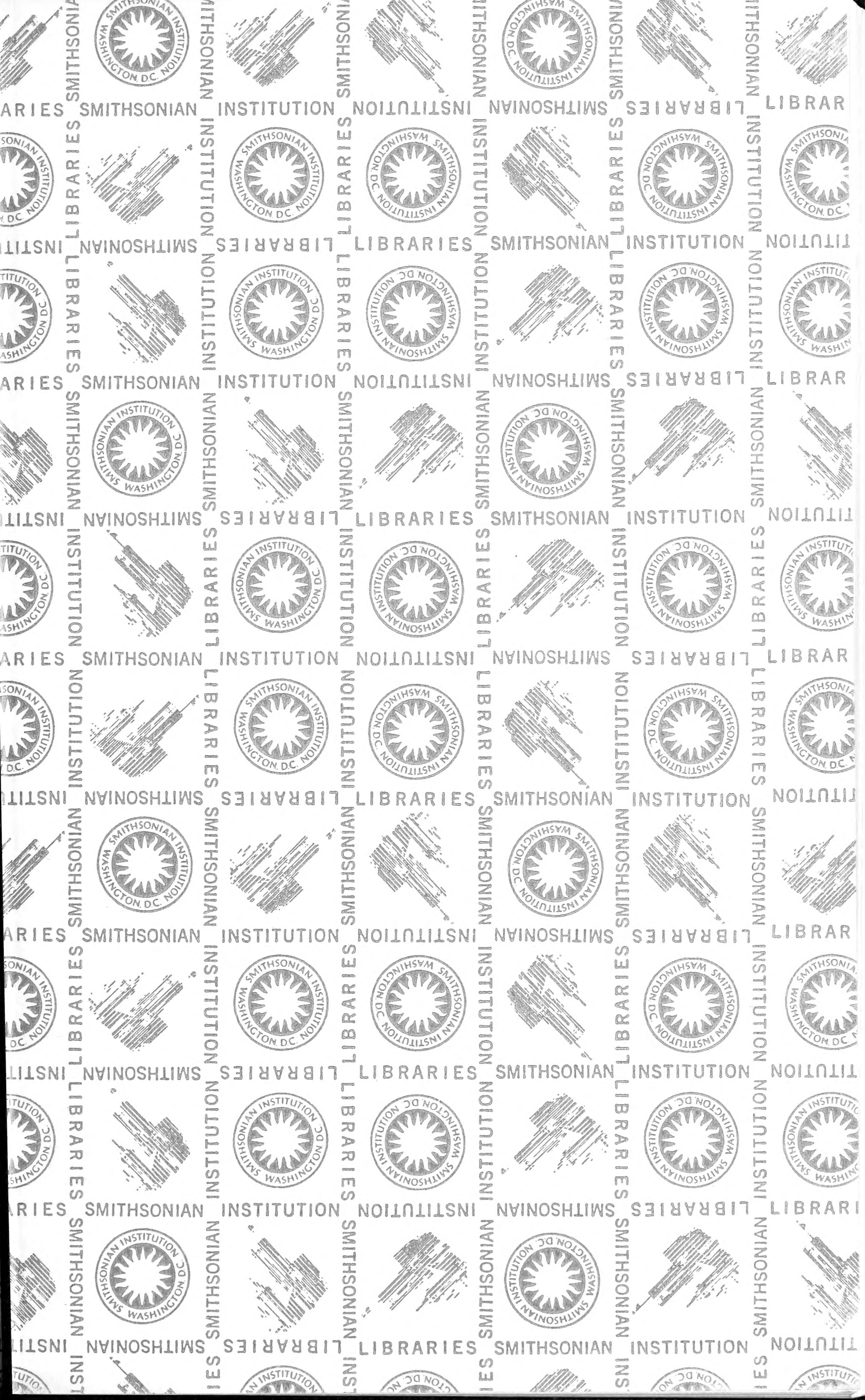



SMITHSONIAN INSTITUTION
LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON D.C.







Mamm.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. BAND · 1976

Mit 188 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachungen

III. Schriftenschau

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

 Anschriften: Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstraße 44—47, D-1000 Berlin 61. Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei, Uelzen

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (1—6) 1—384 (1976)

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. BAND · HEFT 1

FEBRUAR 1976





VERLAG PAUL PAREY HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Dieses Heft enthält zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Verfielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 1, S. 1—64
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (1), 1—64 (1976)

Beobachtungen zur Geburt und Jugendentwicklung der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L. (Soricidae - Insectivora)

Von R. Hutterer

Institut für vergleichende Verhaltensforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Abt. 3, Ethologische Wildtierforschung

Eingang des Ms. 5. 3. 1975

Einleitung

Zu den wenigen einheimischen Spitzmausarten, deren Fortpflanzungsbiologie noch weitgehend unbekannt ist, gehört die Zwergspitzmaus. Der Grund für unsere Unkenntnis liegt einerseits in der relativen Seltenheit der Tiere, andererseits wohl in den Schwierigkeiten der Gefangenschaftshaltung. Die meisten der in Gefangenschaft gepflegten Tiere erwiesen sich als sehr kurzlebig, wie die Erfahrungen von Barrett-Hamilton (1911), Blasius (1857), Merk-Buchenberg (1911) und Stein (1931) zeigen, doch gelang es inzwischen anderen Autoren, Individuen dieser Art für längere Zeit am Leben zu erhalten (z. B. Borowski 1964; Buchalczyk 1972; Crowcroft 1957; Gebczynski 1971; Mezhzherin 1964; Sergeev 1973). Ihre Arbeiten hatten aber — bis auf Crowcroft's — andere Fragestellungen, so daß in ihnen keine Angaben zur Reproduktion zu finden sind.

Während der Haltung von bisher 28 *Sorex minutus* zu ethologischen Zwecken erhielt ich 3 Würfe, von denen 2 erfolgreich aufgezogen wurden. Für eine erschöpfende Darstellung der Ontogenese reichen die vorhandenen Daten natürlich nicht aus, zumal sehr vorsichtig und möglichst störungsfrei beobachtet wurde, um die Aufzucht nicht zu gefährden. Hier soll deshalb vorläufig das Verhalten der Weibchen und der Jungen beschrieben werden, welches auch im Vordergrund meines Interesses stand.[1]

Material und Methode

Die Zwergspitzmäuse wurden in einem Feldgehölz bei Oberweiden (Niederösterreich) gefangen und einzeln in großen Plastik- und Glaskästen gehalten, die mit feuchtem Torf und Nistmaterial (Moos, Gras, Stroh, Zellstoff) versehen waren. Als Futter dienten Mehlkäferlarven, Wirbeltierfleisch, Grillen, Spinnen und verschiedene Wieseninsekten. Dem Trinkwasser wurde einmal in der Woche das Vitamin-B-Präparat „Becocym“ (Roche) zugefügt (5 Tropfen pro Liter). Einzelheiten der Haltung werden an anderer Stelle ausführlich beschrieben.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen machte ich an 3 ♀♀ und deren Jungen:

1. M3 ♀: am 26. 6. 1973 gefangen, am 2. 7. 1973 Geburt von 4 Jungen; das ♀ starb am 4. Tage nach der Geburt.
2. M17 ♀: am 10. 7. 1974 gefangen, am 4. 8. 1974 Geburt von 2 Jungen, die ohne Schwierigkeiten aufwuchsen.

[1] Wie mir Dr. P. Vlasák (Prag) mitteilte (briefl., 2. Sept. 1974), gelang ihm ebenfalls die Aufzucht von *S. minutus*. Er teilte mir freundlicherweise einige seiner Ergebnisse mit, denen ich hier aber nicht vorgreifen möchte.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 1—22

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

3. M20 ♀: am 4. 9. 1974 gefangen, am 21. 9. 1974 Geburt von 4 Jungen, die ebenfalls aufgezogen wurden.

Die Beobachtung der Tiere erfolgte direkt in ihren Terrarien, nachts bei Rotlicht, in wenigen Fällen wurde eine Taschenlampe benutzt. Tonaufnahmen machte ich mit einem Uher-4000-Report-Gerät bei Aufnahmeabständen von 5—10 cm. Die Sonagramme wurden mit dem Kay-Electric Co. Sound Spectrograph, Vibralyser 7030 A angefertigt. Es wurde in den Bereichen 160—16 000 Hz (bei einer Auflösung von 300 Hz) und von 80—8000 Hz (Auflösung 150 Hz) gearbeitet. Eine eingehendere Beschreibung des Gerätes (mit etwas anderen Arbeitsbereichen) gibt Arvola (1974). Für Filmaufnahmen benutzte ich die Bolex H 16 Reflex und 16 mm Kodak-Film.

Die Entwicklungsstadien der Jungen bezeichnete ich nach dem Vorschlag Vogel's (1972a) mit ihrem Postembryonaltag (PT 1 = Tag der Geburt). Für den Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren rechnete ich die dort angegebenen Alterstage durch Addition von 1 in Postembryonaltage um.

Angaben aus der Literatur

Fallenfänge mit anschließender morphologischer und histologischer Untersuchung bildeten die Grundlage für die meisten Arbeiten, in denen etwas über die Reproduktion bei *Sorex minutus* zu finden ist. Brambell und Hall (1936) bestimmten auf diese Weise als Fortpflanzungsperiode für Wales den Zeitraum April bis Oktober, mit einem Maximum von Mai bis Juli. Die mittlere Zahl der Embryonen (in utero) betrug 6.2 mit Extremwerten von 2—8. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Adams (1912), Barrett-Hamilton (1911), Borowski und Dehnel (1952), Pelikan (1955) und Pucek (1960). Letzterer und Stein (1961) erbrachten auch Beweise dafür, daß Jungtiere schon in ihrem ersten Lebenssommer zur Fortpflanzung schreiten können, wobei eine Abhängigkeit von der Bestandsdichte wahrscheinlich ist, wie sie Stein (1961) für *Sorex araneus* nachgewiesen hatte. Michielsen (1966) stellte durch regelmäßige Wiederfänge markierter Tiere fest, daß reproduzierende ♀♀ feste Territorien haben, die sie nach der Fortpflanzungszeit meist verlassen. Nach dem Ende der Fortpflanzungsperiode sterben die adulten ♀♀.

Einzelheiten zur Histologie von Embryo und Uterus findet man bei Brambell und Perry (1945).

Lebendbeobachtungen sind wesentlich seltener publiziert worden. Millais (1904) fand im Freiland das Brutnest einer Zwergspitzmaus in Binsen. Es bestand aus einem kleinen, aus trockenem Gras verwobenen Ball, der an seiner Oberseite mit einigen Binsenstengeln verflochten war. Das Nest enthielt 5 noch blinde Junge. Über 2 weitere Brutnestfunde berichtet Barrett-Hamilton (1911); das eine lag in einer Höhlung unter einem verrotteten Baumstumpf, das andere wurde beim Umdrehen einer Steinplatte entdeckt (im April 1909):

> "Happening to lift up a slab of stone lying in a grass field, he (Mr. J. J. M'Cabe, Anm. d. Verf.) found under it, in a cavity — apparently excavated — a ball of dry cut grass, from which at least eight or nine shrews ran out. Beside the cavity, there was at the time of my inspection a short blind burrow, about an inch in diameter, in which were some woodlice and a slug. The nest cavity was connected with the outer world by a burrow leading for a distance of a few inches to the edge of the slab" (S. 120).

Beobachtungen zur Fortpflanzung in Gefangenschaft sind mir nur 2 bekannt. Merk-Buchenberg (1911) hielt ein *Sorex minutus*-♀, das in der Gerfangenschaft 4 Junge warf, jedoch noch am selben Tag verstarb. Crowcroft (1957) erwähnt, daß neugeborene Zwergspitzmäuse 0,25 g wiegen und nach 14 Tagen das zehnfache Gewicht aufweisen, im übrigen sei die Entwicklung ähnlich wie bei der Waldspitzmaus.

Eigene Beobachtungen

Verhalten des ♀ vor, bei und nach der Geburt

Schon ein bis zwei Wochen vor der Geburt unterschied sich das Verhalten der graviden Zwergspitzmaus von dem Verhalten nicht-gravider ♀♀. Sie liefen unruhig und häufiger als sonst in ihren Terrarien umher und erwiesen sich als ziemlich lautfreudig. Beugte ich mich z. B. über das Terrarium von M20 ♀, so fing es oft an, mit schnellen Schwanzschlägen oder mit den Zähnen ratternde Geräusche zu erzeugen, auch wenn es in seinem Nest saß und ruhte. Vielleicht haben diese Laute Drohfunktion. An weiteren Unterschieden zum Normalverhalten konnte ich beobachten, daß eines der Tiere aus dem Nest herauslief, dann plötzlich stehen blieb und seinen Körper so weit wie nur möglich streckte. Ich sah die Tiere auch oft mit eingefallenem Rücken und zitternden Flanken auf einer Stelle hocken. Dann konnte es passieren, daß ein ♀ seinen Hinterleib abflachte, was zu einer Verformung des ganzen Tieres führte, und nun ein Stück auf dem Boden entlangrutschte. Dieses „Analrutschen", das in diesem Zusammenhang wohl eine Komfortbewegung auf Juckreize im Ano-Genitalbereich ist, konnte ich bei M17 ♀ schon 5 Tage vor der Geburt sehen. Ähnlich waren Reckbewegungen, bei denen ebenfalls der Hinterkörper abgeflacht wurde, der Körper gestreckt und zusätzlich die Hinterbeine weit nach oben abgespreizt wurden; in dieser Stellung krabbelte das Tier vorwärts, den Hinterleib nachschleifend. Diese Verformungen des Leibes schienen die ersten Wehen anzuzeigen, sie traten jedoch schon mindestens 3 Tage vor der Geburt auf.[2]

2 bis 3 Tage vor der Geburt fingen die ♀♀ an, intensiv am Brutnest zu bauen. In allen 3 Fällen ging es aus dem Schlafnest hervor. Alle ♀♀ bauten oberirdische Nester aus Moos, Gras und Stroh. M20 ♀ verwendete auch den ihm angebotenen Zellstoff und polsterte damit die Nestkugel aus. M3 ♀, dessen Terrarium mit frischen Grasstauden bepflanzt war, baute das Brutnest in die Mitte einer solchen Grasstaude. Dazu sprang es auf einen kleinen Blumentopf, der gleich neben der Staude stand, biß in die Spitze eines Grashalmes, sprang, den Halm festhaltend, hinunter und befestigte die Spitze des Halmes mit schiebenden Bewegungen des Kopfes am Grunde der Grasstaude. Das wiederholte es mehrmals, dabei entstanden lauter kleine Bögen, die das Gerüst für das Nest bildeten. Dort hinein verwob es frische Grasblättchen, die es von einem anderen Grasbüschel abbiß und im Maul zum Nest trug.

Die Brutnester unterschieden sich von den normalen Schlafnestern durch ihre Größe, Gewicht und festere Bauart. Das Brutnest von M17 ♀ wog in trockenem Zustand 16,5 g, das von M20 ♀ 9,3 g. Das Gewicht oberirdischer Schlafnester liegt durchschnittlich bei 5 g Trockengewicht (nach eigenen Wägungen von 84 Nestern). Die Brutnester hatten mindestens 2 Eingänge, von denen der eine seitlich, der andere unterirdisch ins Nest führte.

M3 ♀ baute zufälligweise sein Brutnest so, daß die seitliche Öffnung für den Beobachter gut einsehbar war. Zusätzlich war das Dach des Nestes zur Zeit der Geburt noch ziemlich dünn gebaut. Diese Umstände ermöglichten es, ohne störende Manipulationen den Verlauf der Geburt zu protokollieren. Da der Haltungsraum vom Tageslicht nur schwach erhellt wurde, beleuchtete ich das Nestinnere zeitweise mit einer schwachen Taschenlampe, was die Spitzmaus nicht störte.

Die Geburt von M3 ♀ erfolgte in der Mittagszeit. Der Austritt des ersten Jungen begann um 12.12 Uhr. Die 4 Jungen kamen in Abständen von 3–5 min zur Welt, dabei leistete das ♀ aktive Geburtshilfe, indem sie die Jungen mit dem Maul aus der Vulva zog und anschließend die Nabelschnur abbiß. In einem Fall sah ich sie die

[2] Dehnel (1952) sah bei Waldspitzmäusen 3 Tage vor der Geburt ein Zucken des Bauches, das er als Bewegung der Embryonen betrachtete.

Fruchtblase eines Jungen zerbeißen. Der eigentliche Geburtsvorgang dauerte nur 17 min, er ging so schnell vonstatten, daß ich Mühe hatte, alles zu notieren. Das ♀ war während der Geburt größtenteils eingerollt, mal auf dem Rücken, mal in Hockstellung; es kugelte sehr häufig im Nest herum und war ständig in Bewegung.

Protokoll über die Geburt von M 3 ♀ am 2. Juli 1973, Raumtemperatur 23° C

Zeit	
11.45	Das Zwergspitzmaus-♀ läuft zwischen Freßnapf und Nest hin und her, baut am Nest, frißt, trinkt und putzt sich.
11.59	Das ♀ liegt im Nest, wälzt sich, leckt sich das Genitale, liegt auf dem Rücken, die Hinterbeine breit auseinander, ist in ständiger Drehung und Bewegung.
12.01	Ruhepause.
12.02	Putzt sich fortwährend, vor allem am Genitale.
12.07	Läuft aus dem Nest und kotet.
12.08	Ist ständig in zitternden Bewegungen, versucht krampfhaft, mit dem Rüssel das Genitale zu erreichen, fällt dabei vornüber und versucht es aufs neue, so daß M3 ♀ ständig vornüberkugelt.
12.11	Läuft aus dem Nest, trinkt viermal, kann nur noch schwer gehen, der Hinterleib wird nachgeschleppt; die Austreibungsphase setzt ein, die Rückenmuskulatur ist völlig verkrampft, Wirbelsäule und Rippen sind deutlich sichtbar.
12.12	Das 1. Junge tritt langsam aus der Geburtsöffnung, das ♀ beleckt es und beißt die Fruchtblase auf, läuft danach in das Nest.
12.14	Vollständiger Austritt des 1. Jungen, das ♀ leckt ständig Blut ab, es hilft dem Jungen mit schnellen Rüsselbewegungen beim Austritt, dabei macht es fortwährend Wischbewegungen mit dem rechten Vorderfuß.
12.17	Das 1. Junge ist vollständig geboren.
12.18	Das ♀ wälzt sich hin und her, streckt sich lang aus und kugelt sich wieder zusammen.
12.19	Das 2. Junge tritt aus, während des Geburtsvorganges kugelt das ♀ herum, leckt Blut und Fruchtwasser ab und hilft dem Jungen mit stubsenden und ziehenden Rüsselbewegungen.
12.22	Das 3. Junge tritt aus, M3 ♀ beißt die Nabelschnur ab.
12.25	Das 4. Junge tritt aus, seine Nabelschnur wird vom ♀ mit einer wegreißenden Kopfbewegung abgebissen.
12.28	Das ♀ frißt die Nabelschnur auf.
12.29	M3 ♀ beleckt die Neugeborenen und putzt sich.
12.30	Erfaßt einen Mehlwurm, der über den Nestrand krabbelt, und frißt ihn.
12.33	Die Nachgeburt wird in Hockstellung abgegeben, ähnlich wie bei der Kotabgabe.
12.36	Das ♀ putzt sich ausgiebig und kugelt dabei im Nest herum.
12.37	M3 ♀ hält ein Junges in den Vorderpfoten und leckt es unter Drehen ab.
12.39	Die Jungen säugen! Das ♀ liegt völlig ruhig in Seitenlage. Die Jungen sind scharlachrot, die Augen sind als dunkle Punkte erkennbar.
12.40	Das ♀ bohrt den Rüssel in den Nestrandboden, so daß die Jungen an ihrem Bauch zu liegen kommen und dreht sich so mehrmals vornüber, bis die Nestmulde um ca. 1 cm vertieft ist.
12.41	Während die Jungen säugen, leckt das ♀ sie ab.
12.46	Während des Säugens zupft das ♀ einige Grashalme am Nest zurecht.
12.53	Das ♀ putzt sich, die Jungen säugen nicht mehr.
12.58	Eines der Jungen wird von der Zitze abgenommen und geleckt, danach ruht M3 ♀ mit kurzen Unterbrechungen (Putzen, Lecken der Jungen).
13.03	Das ♀ versucht, die seitliche Öffnung des Nestes zu verschließen.
13.04	Die Jungen bewegen sich im Nest, das ♀ leckt sie ab, dabei nimmt es die Jungen zwischen die Vorderpfoten.
13.06	Das ♀ baut das Nest zu, dann ständiger Wechsel von Lecken der Jungen, Nestbau und Putzen.
13.12	Liegt ruhig und läßt die Jungen säugen.
13.13	Baut am Nest und leckt die Jungen.
13.15	Das ♀ ruht.
13.16	Leckt die Jungen, baut am Nest.
13.25	Ruht für 20 Sekunden.

13.30 Das ♀ beißt einen Mehlwurm, der am Nestrand vorbeikriecht, kaut daran und verstaut ihn dann am Nestrand.

13.39 M3 ♀ verläßt das Nest zum Koten und Putzen, kratzt sich mit dem Hinterfuß hintenherum in der Analgegend.

Das Protokoll wurde noch bis 15.45 Uhr weitergeführt. In der Folge ist das ♀ ständig mit der Jungenpflege, dem Säugen und dem Nestbau beschäftigt. Um 14.51 Uhr verläßt es wieder das Nest und sucht intensiv nach Futter (graben!), es rührt jedoch Mehlwürmer und Milz, die im Futternapf liegen, nicht an. Darauf gebe ich sofort Kleininsekten und Falter, von denen 30 in kurzer Zeit gefressen werden.

Die Lage der Jungen bei der Austreibung (Kopf- und Steißlage) konnte wegen ihrer Winzigkeit und wegen der Schnelligkeit des Vorganges nicht sicher ermittelt werden.

22 min nach dem Austritt des ersten, 10 min nach Austritt des letzten Jungen säugten diese bereits bei der Mutter. Neben der üblichen, leicht eingerollten Seitenlage sah ich auch, wie M3 ♀ sich über die Jungen hockte und ihnen das Gesäuge bot. Die Hauptbeschäftigung während der folgenden 3 Tage war für das ♀ die Pflege der Jungen und das Bauen am Nest, was hauptsächlich vom Nestinneren heraus vorgenommen wurde. Das ♀ baute das Nest dicht zu, so daß eine Einsicht nur mehr durch eine kleine Seitenöffnung möglich war. Die nackten, bei der Geburt ca. 16 mm langen Jungen wurden vom ♀ zwischen den Vorderpfoten festgehalten und der kleine Körper vom Kopf beginnend, unter Drehen und Wenden abgeleckt. Das Lecken animierte die Jungen zum intensiveren Saugen. Eines der Jungen, das etwas abseits am Nestrand lag, stieß das ♀ mit dem Rüssel an und hockte sich dann so über das Junge, daß der Bauch mit den Zitzen über ihm zu liegen kam.

Nach der Geburt änderte sich schlagartig das Verhalten bei allen 3 ♀♀. Das gilt nicht nur für die Häufigkeit, mit der verschiedene Verhaltensweisen ausgeführt wurden (Abb. 1), sondern auch für die Futterpräferenz der Spitzmäuse. Alle ♀♀ lehnten nach der Geburt das Futter, das sie bis dahin bekommen hatten, ab. Sie

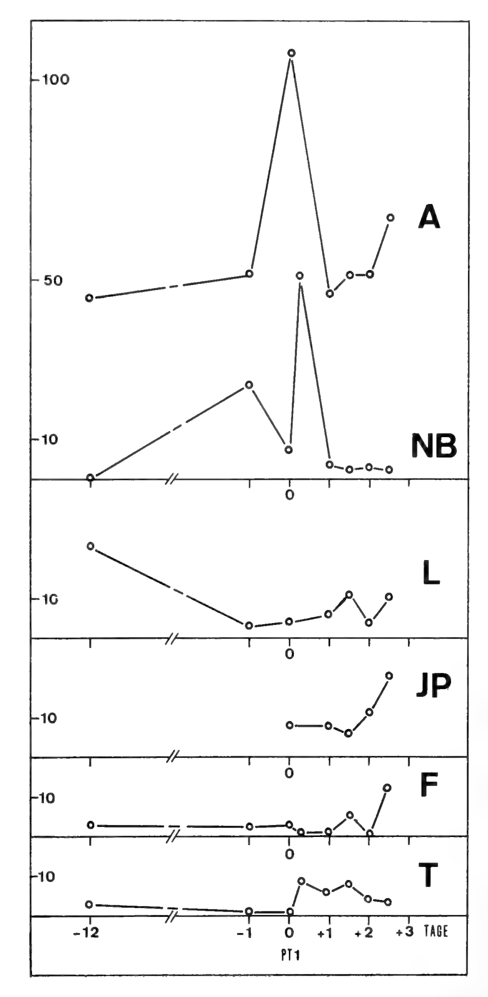


Abb. 1. Sorex minutus, M3 ♀; Häufigkeit des Auftretens verschiedener Verhaltensweisen vor und nach der Geburt (0 = PT 1). Jeder Kreis gibt die Summe einer Beobachtungsstunde an. A: Gesamtaktivität (Ordinateneinheit X 2), NB: Nestbauverhalten, L: Lokomotiven außerhalb des Nestes, JP: aktive Jungenpflege, F: Fressen, T: Trinken. Die Ordinate gibt die Zahl der Minuten pro Beobachtungsstunde an, in denen das jeweilige Verhalten auftrat

mußten mühsam mit Wieseninsekten, Spinnen etc. ernährt werden. Dabei war eine deutliche Bevorzugung ganz kleiner Insekten, z. B. Fliegen und kleiner Grillen, festzustellen. Große Heupferde und auch Mehlwürmer wurden meist nur gebissen und dann gehortet, entweder am Nestrand oder an einem anderen Platz, der zum Horten aufgesucht wurde. Es schien mir, als würden die Tiere Futterinsekten bevorzugen, die schnell und mühelos gefressen werden können. In den ersten Tagen nach der Geburt verließen die ♀♀ auch nur für ganz kurze Zeit ihr Nest, weshalb zum Fressen wenig Zeit blieb. Der absolute Umschlag der Futterpräferenz dauerte nicht lange; 2 Tage nach der Geburt fraß M3 ♀ wieder das Futter, das es vorher bekommen hatte.

Die brutpflegenden Tiere waren äußerst aggressiv gegen jede Störung im Nest. Hielt ich z. B. meinen Finger vor den seitlichen Eingang des Nestes von M20 ♀, so schoß es blitzschnell aus dem Nestinnern hervor und biß in den Finger, um gleich darauf wieder im Nest zu verschwinden. Während man sonst jede Spitzmaus durch Berühren ihres Nestes aus diesem vertreiben kann, gelang dies bei den brutpflegenden ♀♀ nicht. Sie versuchten in jedem Fall, ins Nestinnere zu gelangen, bzw. dort zu bleiben, und ließen sich durch nichts vertreiben. Zur Kontrolle des Entwicklungsstandes der Jungen wurden die ♀♀ herausgefangen, wenn sie das Nest zum Fressen oder Koten verließen.

In der ersten Woche blieben die ♀♀ ständig bei den Jungen im Nest. Am 11. PT war eines der ♀♀ bei einer Nestkontrolle nicht mehr im Nest bei den Jungen, sondern hielt sich außerhalb im Torf auf.

Beschreibung der Jungen

PT 1: Die Neonaten hatten eine blutrote Färbung, Blutgefäße und Organe waren durch die Haut deutlich sichtbar (Abb. 2a). Der Hinterleib war dick und hatte Ähnlichkeit mit einem Dottersack. Die Körperlänge betrug ca. 16 mm, die Schwanzlänge 4,5 mm, Hinterfuß 2,5 mm und die Kopflänge 7,5 mm. Die Hautoberfläche war glänzend und leicht gerunzelt. Die Augen waren als dunkle Punkte erkennbar, Lippen und Ohren noch verwachsen. Die Nabelschnur war noch als kurzer Stummel vorhanden. Das Geburtsstadium von *Sorex minutus* ähnelt außerordentlich dem von *S. araneus* (Abbildungen in Vogel 1972a und Vlasak 1973), nur ist es kleiner (Körperlänge neonater *S. araneus* nach Vogel: 21,0 mm).

Am 2. und 3. PT war der Hinterleib nicht mehr so dick (Abb. 2b). Von der Nabelschnur war nur noch eine kleine Erhebung am Bauch übriggeblieben. Am 4. PT hatte sich die Hautfarbe zu einem Rosa verändert, die Tiere waren noch völlig haarlos, die Ohrmuscheln schon gut zu erkennen. Bis zum 9. PT wurde keine Kontrolle der Würfe vorgenommen. Am 10. PT waren die Jungen schon gut entwickelt, am Rücken zeigte sich die beginnende dunkle Behaarung, der Bauch war noch rosa und nahezu haarlos. Am 11. PT war das Haarkleid schon dicht und kurz; ein Tier wurde vermessen: Körperlänge 45,7 mm, Schwanzlänge 27,3 mm; der Schwanz war auffallend dick.

Am 14. PT war die Körperbehaarung voll ausgebildet, die Augenlider waren noch verwachsen. Die Körperlänge eines Tieres betrug 49,0 mm, seine Schwanzlänge 27,8 mm.

Am 18. PT waren die Augen bei den Jungen von M17 ♀ geöffnet. Die Körperlänge betrug nun 54,8 mm, Schwanzlänge 28,5 mm. Da die Jungen nicht jeden Tag aus dem Nest genommen wurden, war der genaue Termin des Augenöffnens nicht zu ermitteln, er lag aber möglicherweise schon 1—2 Tage vor dem 18. PT. Die Jungen machten in diesem Alter einen „fertigen“ Eindruck, halboffene Augen gab es nicht mehr. Die Jungen fielen in diesem Stadium durch ihren relativ langen Schädel und



Abb 2. a. Neonate Zwergspitzmäuse im geöffneten Nest; b. „Spaltensuchen" am 11. PT; c. Junges am 2. Postembryonaltag; d. Junges am 18. PT, beachte die großen Pfoten, den langen Schädel und das kurze, dunkle Fell

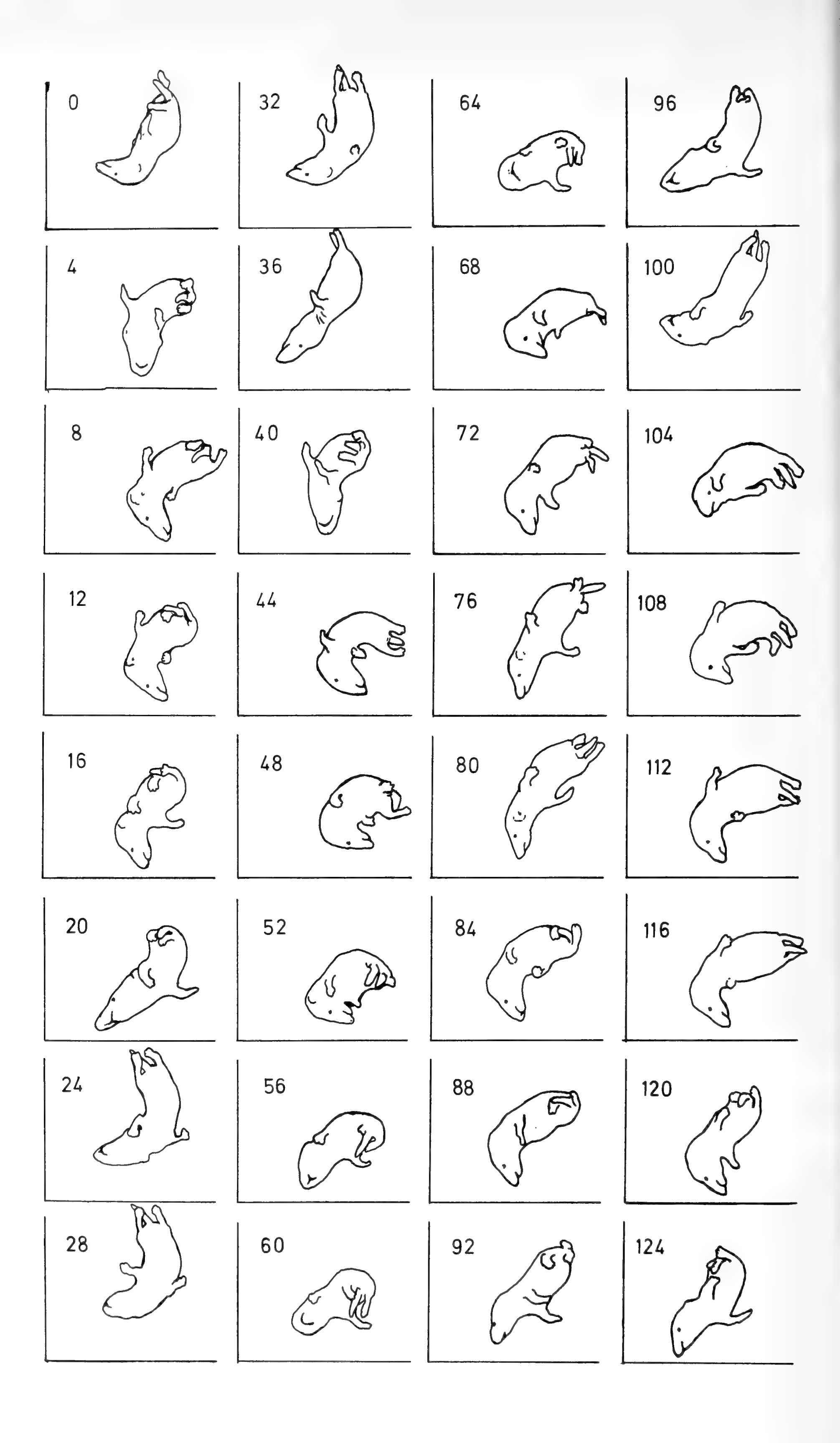
ihr samtartig schimmerndes, schwarzbraunes Fell auf (Abb. 2d). Am 21. PT war der Kot der Jungen noch dunkelgrün, sie waren also noch nicht entwöhnt.

Im Verlauf des weiteren Wachstums hellte sich das dunkle Fell der Jungen etwas auf. Ca. 1 Monat nach der Geburt hatten sie das typische hellbraune Haarkleid und den eckigen Kopf der Immaturen. Am 88. PT fand ich beide Jungen von M17 ♀ in der Herbstmauser. Der Haarwechsel hatte kaudal begonnen, der Hinterleib, bis hin zu einer scharfen Trennlinie in der Mitte des Körpers, war schon in das dunkel glänzende Winterfell umgehaart.

Verhalten

Bewegungsweisen. In den ersten Lebenstagen waren die Jungen zu keiner gerichteten Vorwärtsbewegung befähigt. Im Gegensatz zu den *Crocidura*-Arten (Frank 1954; Vlasak 1972; Vogel 1972a; Zippelius 1972) konnten sie noch nicht auf dem Bauch liegen. Nahm ich ein 5tägiges (PT) Jungtier aus dem Nest und legte es auf eine ebene Fläche, so lag es entweder auf dem Rücken oder auf der Seite. Plötzlich begann es sich seitlich hin und her zu werfen, wobei es den Hinterkörper etwas vom Boden erhob und mit kreisenden Bewegungen hin und her schleuderte (Abb. 3). Auf diese Weise gelang es den Tieren ziemlich schnell, sich einige cm seitwärts zu bewegen.

Obwohl das Zappeln der Jungen auf den Betrachter einen unkoordinierten Eindruck machte, ergab die Filmbildanalyse doch eine wohlkoordinierte Ordnung der Bewegungen (Abb. 3, 4). Der Kopf führt seitliche Pendelbewegungen aus, die wohl dem Suchpendeln der Muriden homolog sind und dem Finden der Zitzen dienen (Prechtl und Schleidt 1950; Frank 1954), gleichzeitig beschreibt der Hinterkörper kreisende Achterschlingen, die die eigentliche Fortbewegung des Tierchens bewerkstelligen. Unterstützt werden die Bewegungen durch rhythmisches Strecken und Ein-


0
32
64
96
4
36
68
100
8
40
72
104
12
44
76
108
16
48
80
112
20
52
84
116
24
56
88
120
28
60
92
124

rollen des ganzen Körpers. Auch die noch kurzen Gliedmaßen sind nicht ohne Funktion; sie machen reptilienartige Bewegungen (Paßgang) und sind mit den Pendelbewegungen des Kopfes koordiniert. Bei jeder Rechtswendung des Kopfes bewegen sich die Gliedmaßen der rechten Körperseite in Richtung zur Körpermitte, bis sie sich fast berühren, die Gliedmaßen der linken Körperhälfte werden gleichzeitig maximal gestreckt; beim Pendeln des Kopfes nach links erfolgen die gegensinnigen Bewegungen. Obwohl der Schwanz völlig andere Bewegungsbahnen durchläuft als der Kopf (Abb. 4), sind seine Bewegungen doch mit denen des Kopfes korreliert, wenn auch nicht so streng wie die Bewegungen der Gliedmaßen und des Kopfes. Die Drehbewegungen des Hinterkörpers und das seitliche Hin- und Herkippen haben vermutlich den Sinn, die Jungen vom Nestrand wieder in die Mitte der Nestmulde zu befördern. Das Strampeln im „Paßgang" war bei den 5tägigen Jungen die Regel, doch sah ich dieselben Jungen auch spontan im „Kreuzgang" strampeln. In ihrer Beweglichkeit waren die Vorderbeine den Hinterbeinen in der Entwicklung etwas voraus.

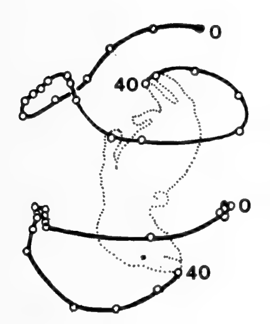


Abb. 4. Filmbildanalyse eines anderen Filmstreifens, dasselbe Junge wie in Abb. 3. Von 40 Einzelbildern wurde bei jedem 2. Bild die Lage der Schwanzspitze und der Rüsselspitze eingetragen. Aufnahme mit 24 Bildern pro Sekunde, Dauer der Sequenz ca. 1.65 sec. Die Schwanzspitze beschreibt Achterschlingen, die Rüsselspitze horizontale Pendelbewegungen.

An weiteren Bewegungen während der ersten Lebenstage war das rhythmisch synchrone Schlagen der Vorderpfoten zu beobachten, das als „Milchtritt" bei jungen Säugetieren weitverbreitet ist. Allerdings tritt es bei jungen Muriden meist alternierend auf. Außerdem machten die jungen Spitzmäuse rhythmische Nickbewegungen mit dem Kopf, die wohl ein Bestandteil des Saugaktes waren und hier spontan auftraten.

In der 2. Lebenswoche konnten die Jungen schon gut kriechen und laufen, waren aber noch unbeholfen. Nahm man sie in die Hand, so zeigten sie keine Scheu und bohrten sich sofort in die Zwischenräume der Finger (Abb. 2c). Dieses „Spaltensuchen" war in der 2. Entwicklungswoche besonders stark ausgeprägt und verschwand am Anfang der 3. Woche. Am 14. PT beobachtete ich zum ersten Male eine Fluchtreaktion. Beim Zurücksetzen der Jungen in das Nest rannten sie flink vom Nest weg und im Terrarium umher, kehrten aber sogleich um und liefen direkt ins Nest zurück. Am 18. PT, nach dem Augenöffnen, unternahmen sie die ersten selbständigen Exkursionen in der Umgebung des Nestes, zumeist grabend im lockeren Torf. Außerhalb des Nestes und an der Oberfläche des Substrates waren sie äußerst vorsichtig. Sie rannten bestenfalls für wenige Sekunden aus der sicheren Deckung heraus und verschwanden sofort wieder in einem Grabgang. Die ausgewachsenen Jungen waren so flink und gewandt in ihren Bewegungen, daß sie nur mit großer Geduld einzufangen

Abb. 3. Körperbewegungen eines Jungen am 5. PT, das aus dem Nest genommen und auf einem Tuch liegend gefilmt wurde. Von 124 Einzelbildern ist jedes 4. Bild gezeichnet. (Aufnahme mit 24 Bildern pro Sekunde, Dauer der Sequenz ca. 5.1 sec.)

waren. Festhalten am Schwanz war bei ihnen kaum möglich, die besten Erfolge hatte ich, wenn ich ihnen eine offene Blechdose in den Fluchtweg legte.

Andere Verhaltensweisen. Bei einer Nestkontrolle am 10. PT schnüffelten die Jungen lebhaft in die Richtung der Störquelle, ihr Geruchssinn schien demnach gut entwickelt zu sein. Bei der Haltung der Spitzmäuse in großen, Torf-gefüllten Becken spielte sich der größte Teil der Aktivität im Nest, unter dem Nest und unter der Erde ab, und war damit der Sichtbeobachtung nicht zugänglich. Auffällig aber war die hohe Grabaktivität der Jungen, die etwa in der 3. Woche einsetzte. Man sah die Tiere sich häufig unter der Erde vom Nest wegbewegen und wieder zurückkehren. Dabei schienen sie bestimmte Wege einzuhalten, obwohl sie in den lockeren Torf nur Gänge graben konnten, die leicht wieder zusammenfielen. Versuchte ich in diesem Alter das Nest zu öffnen, so krochen die Jungen blitzschnell durch die inzwischen locker gewordene Nestkugel und verharrten in der Erde unter dem Nest, oder bewegten sich grabend davon weg.



Abb. 5. Bis in das Alter von 2 Monaten suchten die Nestgeschwister in fremder Umgebung Körperkontakt

Sozialverhalten. Die Nestgeschwister lagen von Geburt an eng zusammen und schienen den gegenseitigen Kontakt zu suchen (Abb. 2 a). Wie bei jungen Nagern schien auch bei ihnen die Spaltenappetenz und die Suche nach dem Wärmeoptimum das Verhalten zu bestimmen. Am 36. PT nahm ich die beiden Jungen von M17 ♀ aus dem Terrarium, um sie zu fotografieren. Im Fotobecken liefen sie eine Weile umher, bis sich eines in eine Ecke hockte und verharrte. Das zweite Junge lief auf sein Geschwister zu und schob sich mit seinem Bauch auf dessen Rücken. Das ließ es ruhig geschehen und so ruhten beide zusammen (Abb. 5). Nach einiger Zeit fing eines der Tiere wieder lebhafter an zu schnüffeln, lief ein bißchen herum, kam aber bald zurück und kroch auf sein Geschwister hinauf. Eine Variante des Kontaktsuchens war das Unterkriechen; eines der Jungen schob sich mit dem Kopf zuerst unter den Bauch des anderen (meist in dem Winkel zwischen Hinterbein und Bauch), so daß das passive Junge auf ihm zu liegen kam. Im Endeffekt ergab sich dieselbe Haltung wie beim Überkriechen, nur wiesen die Köpfe meist in entgegengesetzte Richtungen. Dasselbe Verhalten zeigten diese Jungen noch am 50. PT, bei dem Wurf von M20 ♀ wurde es bei einer Kontrolle am 41. PT beobachtet. Doch wurde das Kontaktsuchen am 50. PT schon seltener und lockerer, die Tiere hockten auch ohne engen Körperkontakt einfach neben- oder hintereinander. Aggressive Reaktionen wurden in diesem Alter noch nicht beobachtet, sie beschnüffelten sich nur.

Da ich wissen wollte, wie lange die Verträglichkeit der Jungen anhalten würde, ließ ich die Jungen beider Würfe zusammen. Die Jungen von M20 ♀ bauten und benutzten weiter zusammen ein gemeinsames Nest. Am 66. PT lag eines der Jungen eingerollt und tot im Nest, sein Kopf war angefressen. Ich glaube nicht, daß das

Junge von seinen Geschwistern aktiv getötet worden ist, doch wird in diesem Alter der Punkt erreicht gewesen sein, wo der Streß des Zusammenlebens zum Tode führen kann, genauso wie es bei erwachsenen Wald- und Zwergspitzmäusen der Fall ist. Die 2 Jungen des anderen Wurfes (M17 ♀) lebten noch länger zusammen, am 90. PT liefen sie noch verträglich im Fotobecken umher; als ich beide gemeinsam in einer Blechdose zurück in ihr vertrautes Terrarium setzen wollte, schrien sie sich an, bedingt durch die Enge des Raumes. Am 114. PT war eines der beiden Jungen verschwunden, es wird ebenfalls gestorben und dann aufgefressen worden sein.

Die beiden Jungen von M17 ♀ säugten noch bis zum 34. PT bei der Mutter, was zu Bißverletzungen der Zitzen führte. Das andere ♀ wurde deshalb schon am 26. PT von seinen Jungen getrennt.

Lautäußerungen

Es konnten nur die hörbaren Lautanteile bis 16 kHz untersucht werden. Sicherlich spielen sowohl reine Ultraschallaute als auch Ultraschallkomponenten, die die Klangqualität wesentlich mitbestimmen, eine entscheidende Rolle in der Kommunikation und in der Semantik der Signale.

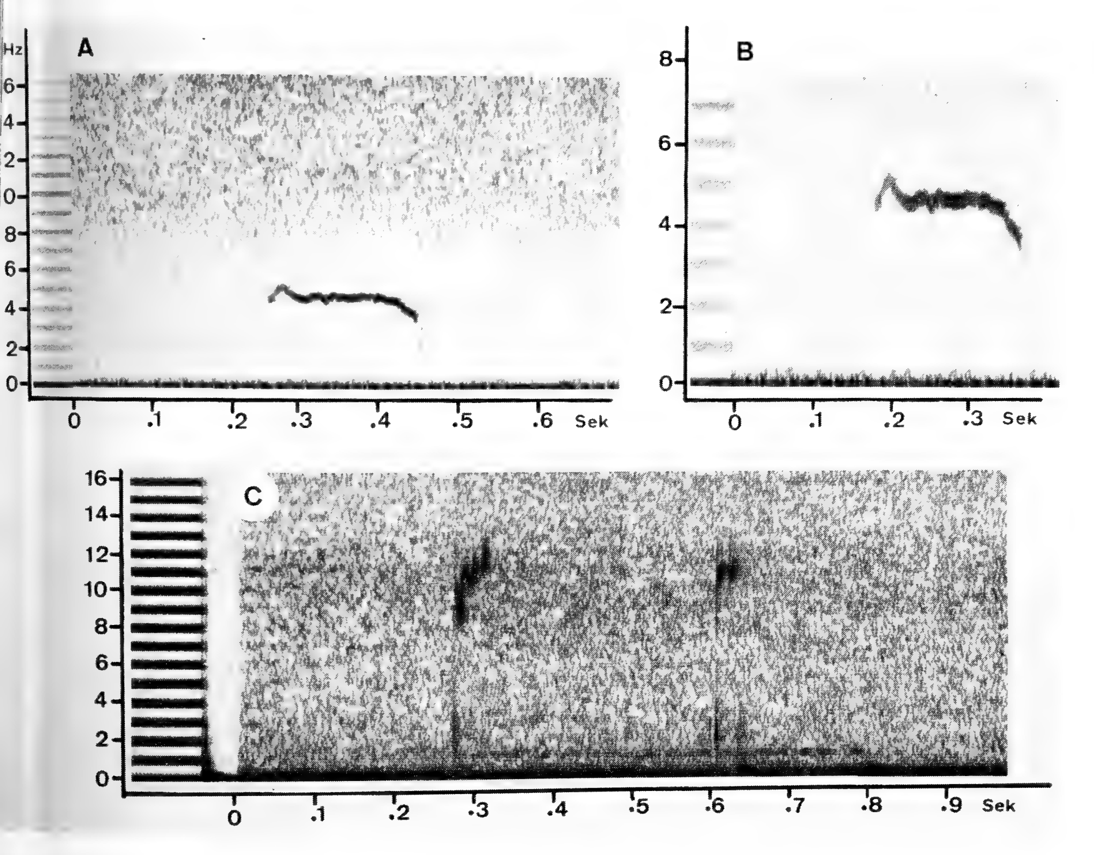


Abb. 6. Sonagramm A: Pfiff eines neugeborenen Jungen im Nest; B: Derselbe Laut in der Ordinate gedehnt. Frequenzbereich 3.3 — 5.2 kHz, Dauer 212 msec, der Laut endet mit einem Klick; C: Kurzpfiffe von 4tägigen (PT) Jungen im Nest. Frequenzbereich (ohne Anfangsklick) 8.6 — 12.2 kHz; Dauer des 1. Kurzpfiffs 46.3 msec, des 2. Kurzpfiffs 30.9 msec. Abstand zwischen beiden Lauten 289 msec.

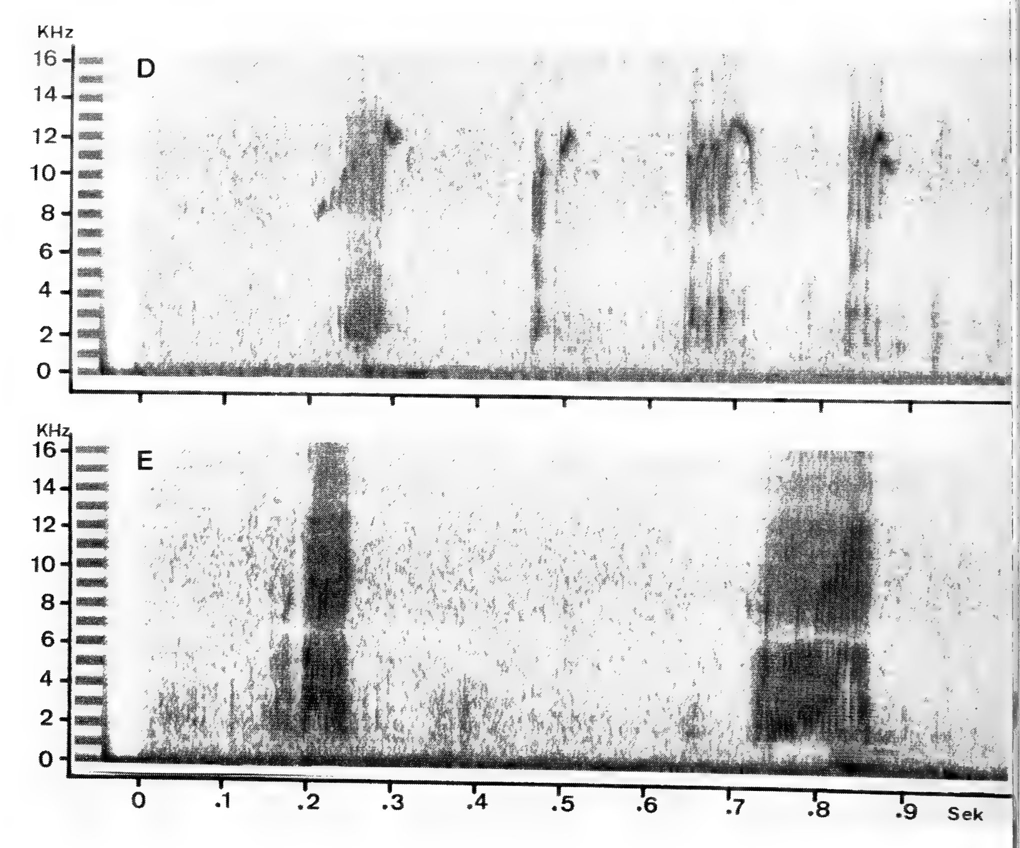


Abb. 7: Sonagramm D: Schreilaute mit angehängten Kurzpfiffen am 4. PT; E: reine Schreilaute am 13. PT. Die Unterteilung der Laute in Einzelelemente ist zu erkennen

Kontaktlaute. Wenige Stunden nach der Geburt konnte ich von den Jungen im Nest einen niederfrequenten Pfiff hören und aufnehmen (Abb. 6, Sonagramme A u. B). Das Sonagramm zeigt ein enges, leicht geschwungenes Frequenzband, das mit einem abrupten Klick endet. Mir ist kein vergleichbarer Laut bei Spitzmäusen bekannt. Die Pfiffe der Crocidurinae bewegen sich in einem höheren und weiteren Frequenzbereich und haben zum Teil Harmonische. In Tabelle 1 sind die mir bekannten Daten über Pfiffe von Spitzmausjungen zusammengestellt. Darin sind 2 strukturell unterschiedliche Laute enthalten: einmal die langgezogenen Pfiffe von *Sorex minutus* und *Suncus murinus,* erkennbar an ihrer langen Dauer, zum anderen die Kurzpfiffe, die alle drei Arten aufweisen.

Einfache Kurzpfiffe von *S. minutus* sind in Abb. 6, Sonagramm C abgebildet. Anders als die langgezogenen Pfiffe der Neonaten beginnen die Kurzpfiffe oft mit einem kurzen Klick (ca. 4 msec). Form und Frequenz der Kurzpfiffe sind sehr variabel. Im Sonagramm G sind 2 Kurzpfiffe enthalten, die in Form und Frequenz völlig mit denen von *Suncus murinus* übereinstimmen (Gould 1969, Fig. 2 F), einer der Laute hat eine Harmonische. Die Kurzpfiffe haben eine geringe Intensität, sie sind in einem ruhigen Raum bei gutem Gehör auf 1—2 m wahrnehmbar.

Den langgezogenen Pfiff hörte ich nur bei den Neugeborenen, er schien Unbehagen oder Hunger auszudrücken. Die Kurzpfiffe traten in verschiedenen Situationen auf:

ohne erkennbaren Anlaß im Nest, und wenn das ♀ zurück in das Nest kam. Im fortgeschrittenen Alter, etwa ab der 2. und 3. Woche wisperten die Jungen oft, wenn sie zusammen im Nest saßen. Dieses Wispern ist eine schnelle Folge von Kurzpfiffen. Diese Laute haben demnach 3 mögliche Bedeutungen: Stimmfühlung untereinander, Wohlbehagen und Kontakt mit dem ♀.

Die Neonaten verfügten über einen zweiten Laut, ein scharfes Zit-zit-zit, das anfangs sehr leise, nach 2—3 Tagen laut und durchdringend war. Abb. 7, Sonagramm D gibt davon ein Beispiel. Sie erwiesen sich als Mischlaute (siehe auch dort), die aus Schreilauten und Kurzpfiffen zusammengesetzt sind. Man kann sie als Drohlaute mit Aufforderungscharakter bezeichnen. Die Jungen äußerten sie, wenn ich das Nest öffnete oder wenn das ♀ (gezwungenermaßen) lange vom Nest fernblieb. Kam das ♀ dann zurück, so erhöhte sich für kurze Zeit die Schreifrequenz der Jungen, was für ihre Deutung als Aufforderung spricht. Bemerkenswert ist, daß diese Schreilaute nach dem 18. PT nicht mehr auftraten. Die Jungen drückten sich bei einer Störung von da an im Nest oder versuchten schon wegzulaufen.

Schreilaute. Reine Schreilaute, ähnlich den Drohlauten der Adulten, hörte ich zuerst am 12. PT. Sie bestehen aus Einzelschreien oder aus einer schnellen Folge von Schreien (Sonagramm E, F). Jeder Einzelschrei ist wiederum in viele kurze Laute

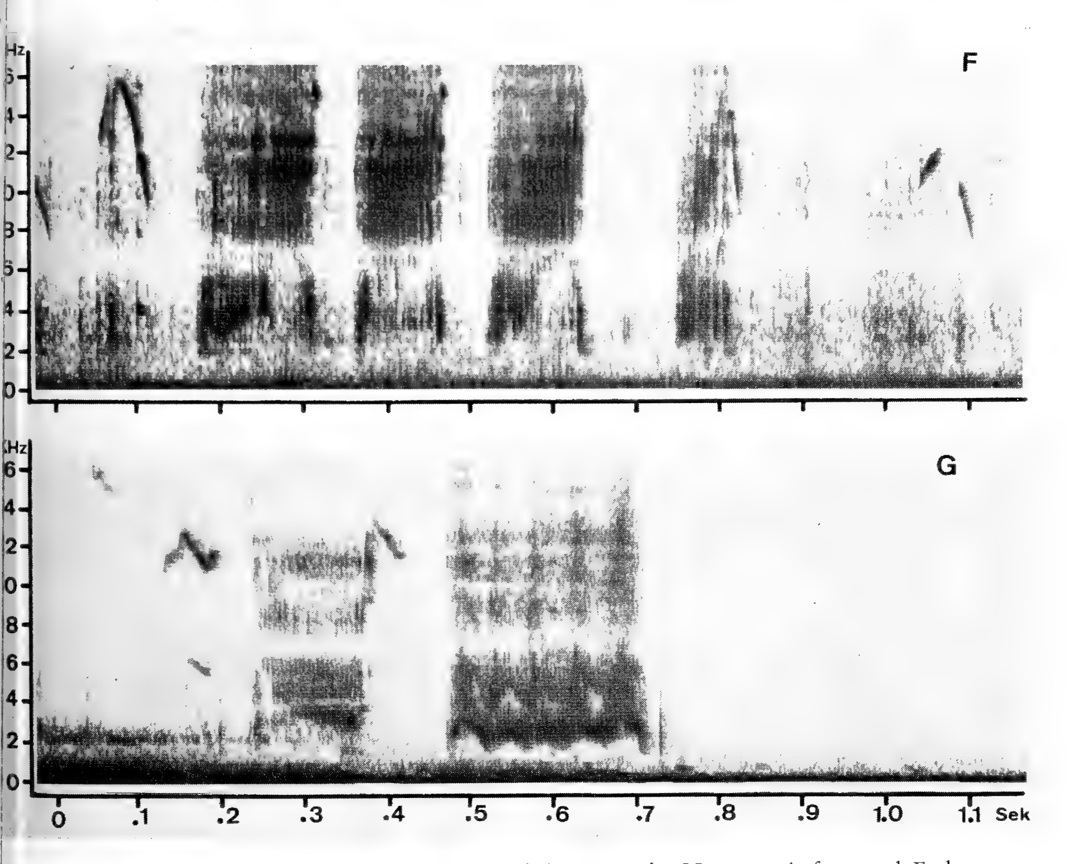


Abb. 8. Sonagramm F: Schreilaute am 18. PT bei Störung im Nest, am Anfang und Ende pfeifähnliche Laute. Die geringe Intensität zwischen 6 und 8 kHz kann auf technischen Mängeln beruhen. G: „Protestgeschrei" eines Jungen am 18. PT, das am Schwanz festgehalten wurde. Zu den Abb. 7 und 8 siehe auch Tab. 2 und Text

Tabelle 1

Eigenschaften der Pfiffe verschiedener Spitzmausarten

Art	Alter d. Jungen in PT	Frequenzbereich kHz	Dauer msec	Harmonische	Bezeichnung	Methode	Autor
Crocidura russula	6	3.9 — 12	40.3	1	Fiepen	Oszillogramm	Grünwald und Möhres 1974
		4.9 — 11.5	25.9		"	"	
Suncus murinus	16	ca. 11.5 u. 23	ca. 1060	1	Whistle	Sonagramm	Gould 1969
	18	ca. 11.5 — 12.6	ca. 30.9	—	"	"	
Sorex minutus	1	3.3 — 5.2[1]	212.2	—	Pfiff	Sonagramm	diese Arbeit
	4	8.6 — 12.2[1]	46.3	—	Kurzpfiff	"	
		9.8 — 12.0[1]	30.9	—	"	"	
	18	11.0 — 13.0 u. 5.0 — 6.0	73.4	1	"	"	
		11.0 — 13.0	50.2	—	"	"	

[1] ohne End- oder Anfangsklick. Die mit „ca." bezeichneten Werte wurden verkleinerten Abbildungen entnommen.

unterteilt, die, wenn man das Tonband mit langsamer Geschwindigkeit abspielt, als ratternde, aber melodische Lautfolge erkennbar sind.

Die Sonagramme von Gould (1969), die ähnliche Schreie von *Blarina brevicauda* und *Suncus murinus* (dort genannt: Buzz, Churr, Chirp) zeigen, sowie die von Andrew (1963) und Gould et al. (1964) von *Sorex palustris* (threat call, "threat bout" squeak), lassen keine derartige Struktur erkennen. Die dort abgebildeten Laute haben geräuschhaften Charakter.

Der Frequenzbereich der Schreilaute reicht von ca. 1,5 kHz bis weit in den Ultraschallbereich hinein.

Die Entwicklung der Schreilaute bei den Jungen geht auf zweierlei Weise vor sich. Mit zunehmendem Alter vergrößert sich die Zahl der Elemente, aus denen ein Einzelschrei zusammengesetzt ist, der Frequenzbereich steigt an, außerdem vergrößert sich die Zahl der Schreie, die in einer Serie ausgestoßen werden. Das hängt natürlich auch sehr stark von der Intensität des auslösenden Reizes ab. Aus der Tabelle 2 ist die Entwicklung der Schreilaute zu entnehmen. Die Meßwerte für den PT 4 beziehen sich auf die erwähnten Schrei-Kurzpfiff-Mischlaute.

Mischlaute. Wie erwähnt, gab es neben den reinen Lauten auch Mischlaute, die für die Jungen während der ersten beiden Entwicklungswochen typisch waren. Obwohl von der 3. Woche an die reinen Schreie überwogen (bei Störung im Nest, beim Anfassen), so fielen die Jungen doch bei stärkerer Beunruhigung, d. h. größerer Unsicherheit, in die ontogenetisch jüngeren Mischlaute zurück. Als

Tabelle 2

Entwicklung der Schreilaute junger Zwergspitzmäuse

Alter der Jungen in PT	ausgewertete Laute, n	Dauer msec	Einzelelemente pro Laut	Grundfrequenz kHz	Höchste Frequenz[1] kHz
4	4	44.4 (34.7 — 57.9)	5.0 (4 — 6)	1.5	13 — 16
13	2	98.4 (57.9 — 138.9)	10.5 (7 — 14)	1.6	> 16
18	9	99.5 (57.9 — 146.7)	13.9 (7 — 21)	1.8 — 2.3	> 16

[1] innerhalb des ausgewerteten Bereichs (0.16 — 16 kHz)

Beispiel sei hier das Sonagramm G angeführt. In diesem Fall wurde ein Junges am 18. PT am Schwanz gegriffen und vor das Mikrofon gehalten, dabei gab es das abgebildete „Protestgeschrei" von sich. Das Sonagramm zeigt 3 Kurzpfiffe, einen Schrei und als Abschluß einen langgezogenen „Protestschrei" mit deutlich ausgeprägter Grundfrequenz, der nur in dieser Situation auftrat und wohl an einen besonders hohen Erregungszustand gebunden ist. Typisch für die Mischlaute ist die Kombination von Schrei- und Kontaktlauten.

Das Lautinventar der jungen Zwergspitzmäuse ist nicht vollständig, doch sind die Solitärlaute nicht wesentlich anders als bei den Adulten. Deren Lautäußerungen sollen an anderer Stelle dargestellt werden.

Verständigung zwischen Mutter und Jungen

In den ersten Lebenstagen der Jungen war es in den ungestörten Brutnestern relativ ruhig. Die ♀♀ verließen die Nester lautlos für kurze Zeit und kehrten ebenso lautlos zurück. Beim Hineinschlüpfen in das Nestinnere wisperten sie leise, was von den Jungen mit Kurzpfiffen oder leisen Schreien erwidert wurde. Dann drehte sich das ♀ mehrmals in der Nestmulde herum und zupfte Nistmaterial zurecht (was über das Mikrofon gut zu hören war), danach war es wieder ruhig, wenn man von vereinzelten Sauggeräuschen der Jungen absieht. Laute Schreie äußerten die Jungen nur, wenn ich das Nest berührte oder sie herausholte.

In der 2. und 3. Lebenswoche wurden die Reaktionen der Jungen differenzierter. Stieß ich nun mit der Hand an das Brutnest und erzeugte auf diese Weise ein Rascheln, dann waren die Jungen plötzlich ganz ruhig. Drohschreie wurden in diesem Alter seltener, traten aber auf, wenn ich die Jungen berührte. Kam aber ein ♀ zurück ins Nest, was ebenfalls Rascheln erzeugte, dann fingen die Jungen schon laut an zu pfeifen und zu rufen, bevor das ♀ überhaupt im Nest war.

Diese unterschiedliche Reaktion der Jungen ist wahrscheinlich auf ein Signal zurückzuführen, das von den ♀♀ ständig abgegeben wurde, wenn sie zum Nest zurückliefen oder bei den Jungen im Nest waren. Das Signal besteht aus einer schnellen Folge melodischer Kurzlaute, die im Frequenzbereich zwischen 3 und 6 kHz liegen und ständig ihre Tonhöhe ändern (Abb. 9). Diese Laute scheinen spezifisch für brutpflegende ♀♀ zu sein, sie unterscheiden sich deutlich von anderen Wisperlauten, die bei der Exploration, beim Fressen und in anderen Situationen geäußert werden, durch ihre Lautcharakteristik und durch ihre Funktion. Das Signalwispern, wie ich es nen-

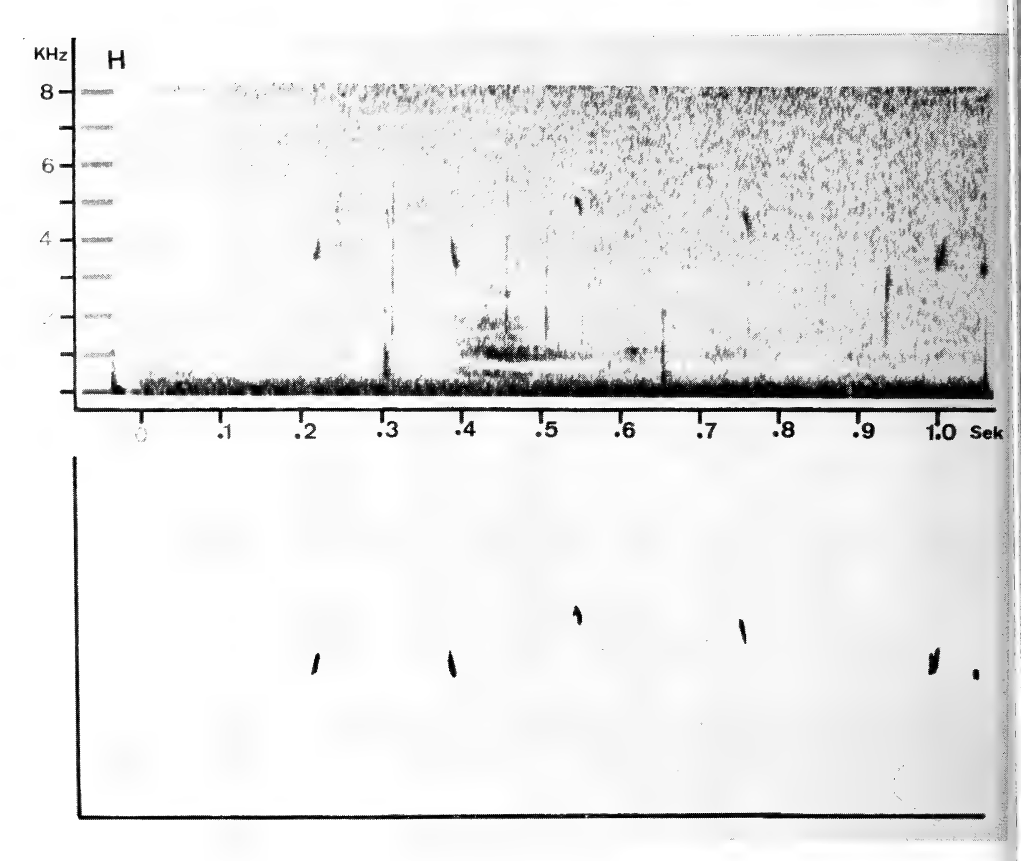


Abb. 9. Signalwispern eines Zwergspitzmaus-♀, das zu den 22tägigen Jungen ins Nest zurückkehrt. Unter dem Sonagramm eine schematische Durchzeichnung der Anteile des Wisperns. Senkrechte Striche sind Rascheln von Nestmaterial, das Geräusch in der Mitte des Sonagramms ist entferntes Hundegebell. Eigenschaften des Wisperns: Dauer der Einzeltöne im Mittel 15.4 msec, Lautfolge 3.57 pro sec, mittlerer Abstand der Einzellaute 0.31 sec, Frequenzbereich 3.2 — 5.3 kHz. Die Abszissenmarkierungen in der Abbildung (Sekunden) müssen mit 2 multipliziert werden.

nen möchte, hat seine Funktion im Sozialbereich, die übrigen Wisperlaute im Individualbereich.

Eine andere Beobachtung über die Wirkung des Signalwisperns konnte ich bei dem Wurf von M17 ♀ am 14. PT machen. Die Jungen waren noch blind, aber schon sehr bewegungsfreudig. Nach einer Kontrolle, bei der die Tiere vermessen worden waren, setzte ich sie ins Nest zurück. Das ♀ hatte ich vorher herausgefangen. Nach dem Einsetzen ins Nest liefen die Jungen weg, kamen aber bald zurück. Als ich dann das ♀ dazusetzte, lief eines der Jungen aus dem Nest hinaus in eine ca. 50 cm entfernte Ecke des Terrariums. Das sehr erregte ♀ begann gleich nach dem Hineinsetzen mit lautem Signalwispern. Das entwichene Junge lief nun direkt auf das ♀ zu und ins Nest hinein.

Die gleiche Situation ergab sich 4 Tage später, am 18. PT, doch verhielt sich das ♀ diesmal anders. Eines der Jungen war wieder aus dem Nest gelaufen und saß nun in der dem Nest gegenüberliegenden Ecke des Terrariums halb eingegraben im Torf. Das ♀ lief einen weiten Bogen, der es bis auf 20 cm an das Junge heranführte. Dort

kroch es in ein vorhandenes Grabloch und grub sich zu dem Jungen hin. Dort angekommen, steuerte es in direkter Linie auf das Nest zu, das Junge folgte ihm an der Seite. Da beide Tiere knapp unter der Oberfläche wühlten, konnte ich ihre parallelen Bahnen deutlich verfolgen. Auf diese Weise führte das ♀ sein Junges ins Nest. Das Junge blieb darin, während das ♀ sich wieder grabend vom Nest entfernte und etwa an der Stelle, wo das Junge vorher gesessen hatte, aus dem Torf auftauchte.

Eine andere Beobachtung zeigt, daß sich ♀ und Junge nach 2tägiger Trennung wiedererkennen. M17 ♀ wurde aus erwähnten Gründen am 34. PT von den Jungen getrennt. 2 Tage später setzte ich es mit den Jungen in einem für alle unbekannten Terrarium zusammen. Das ♀ lief auf ein Junges zu, kroch auf seinen Rücken und legte sich dann auf die Seite. Das Junge kroch unter das ♀, so lagen sie längere Zeit zusammen. Das andere Junge war distanzierter, es suchte nur Kontakt mit seinem Geschwister.

Dehnel (1952) schreibt dagegen, daß Waldspitzmaus-♀♀ ihre Jungen schon nach kurzer Trennung nicht wiedererkennen.

Diskussion

Die vorliegenden Beobachtungen können und sollen noch nicht verallgemeinert werden, doch lassen sie einige interessante Vergleiche zu.

Die Differenz zwischen Fangdatum und Geburtsdatum beträgt bei M17 ♀ 25 Tage, die Tragzeit also mindestens soviel oder mehr Tage.

Zur Geburt. Der Zeitpunkt ließ sich nur in einem Fall genau ermitteln: 12.12 Uhr. Die beiden anderen Geburten können zwischen dem Ende der morgendlichen Fütterung (9–10 Uhr) und dem Zeitpunkt des Auffindens (19 und 22 Uhr) stattgefunden haben, also tagsüber oder am frühen Abend. Bei der Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus,* fanden die meisten Geburten zwischen 4 und 7 Uhr früh statt, seltener in den Nachtstunden (Fons 1973, 1974). Vogel (1970) verzeichnete bei derselben Art 3 Würfe, einen zwischen 14–16 Uhr, den anderen zwischen 14–18 Uhr, der dritte Wurf wurde morgens um 7.15 Uhr aufgefunden. Die Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens,* gebar in Gefangenschaft am häufigsten zwischen 6–10 Uhr und 18–23 Uhr, dazu einmal um 14 Uhr und ein anderes Mal um 16.40 Uhr (Vlasak 1972). Schließlich berichtet noch Ansell (1964) über eine Geburt bei *Crocidura bicolor,* die zwischen 18 und 22.45 Uhr stattfand. Leider ist nur in wenigen Fällen der genaue Zeitpunkt bekannt, einige andere Angaben, wie „über Nacht", sagen wenig aus. Trägt man die genannten Zeiträume, in denen Geburten erfolgt sein können, und die 3 genauen Termine in ein 24-Stunden-Diagramm ein, so läßt sich eine Häufung der Fälle in den Tagesstunden erkennen. Berücksichtigt man ferner, daß der Tag-Nacht-Rhythmus der Spitzmäuse, vor allem der *Sorex*-Arten, statistischen Charakter hat, so spricht einiges dafür, daß auch bei Spitzmäusen die Regel gilt, daß nachtaktive Tiere am Tage gebären, wo sie normalerweise ruhen, wie dies z. B. bei Fledermäusen (Sherman 1930; Eisentraut 1936, nach Slijper 1960), beim Frettchen *(Mustela furo)* und bei der Laboratoriumsratte *(Rattus norvegicus)* bekannt ist (Naaktgeboren 1960, 1961).

Über die Dauer der Geburt liegen 2 vergleichbare Beobachtungen vor. Bei *Crocidura suaveolens* dauert die Geburt nach Vlasak (1972) 30 min, bei *Suncus etruscus* 10–15 min (Fons 1973), bei *Sorex minutus* waren es 17 min.

Über das Verhalten eines *Crocidura suaveolens*-♀ während der Geburt berichtet Vlasak (1972). Das ♀ biß weder die Nabelschnüre durch (sie brachen von selbst durch die Bewegungen des ♀) noch fraß es die Fruchthäute und Plazenten; ganz im Gegensatz zu der von mir beobachteten Zwergspitzmaus. Zweifellos dient die Ge-

burtshilfe und das Auffressen der Geburtsrückstände der Arterhaltung, das Verhalten der Gartenspitzmaus muß man deshalb wohl als gefangenschaftsbedingtes Fehlverhalten ansehen, wie ja die Crocidurinae überhaupt zu Domestikationserscheinungen zu neigen scheinen (vgl. auch VOGEL 1974).

Zur Wurfgröße. Die mittlere Zahl der Nestjungen, berechnet aus 5 eindeutig beschriebenen Würfen (MILLAIS, MERK-BUCHENBERG und diese Arbeit) beträgt 3,8 (2—5). Wenngleich die Stichprobe sehr klein ist, fällt doch die Diskrepanz zwischen Wurfgröße und der von BRAMBELL und HALL (1936) ermittelten Embryonen-Rate auf. Sie beträgt 6,2 (2—8), die Werte von PUCEK (1960) geben im Mittel 6,0 (4—9). In meinem Besitz befindet sich ebenfalls ein *S. minutus*-♀ mit 9 Embryonen (Totfund vom 8. 5. 1973 bei Oberweiden). Für die geringe Wurfgröße sind 2 Erklärungsmöglichkeiten denkbar: eine aktive Reduktion der Jungenzahl durch das ♀, oder die Resorption von Embryonen. Letzteres ist für fortgeschrittene Entwicklungsstadien nicht wahrscheinlich, da TARKOWSKI (1956) für *S. araneus* gezeigt hat, daß überwiegend frühe Entwicklungsstadien resorbiert werden. VLASAK (1972) beobachtete bei *Crocidura suaveolens* eine nahezu regelmäßige Reduktion der Jungen durch das ♀, vor allem bei Würfen, die 5—6 Junge enthielten. Das ist auch für die *Sorex*-Arten denkbar. Diese Beobachtungen zeigen zumindestens deutlich, daß es nicht zulässig ist, Wurfgröße und Embryonen-Rate gleichzusetzen, wie das aus Mangel an Lebendbeobachtungen oft geschehen ist.

Zum Verhalten des ♀. Der plötzliche Umschlag der Futterpräferenz nach der Geburt ist bisher wenig beachtet worden. Nur FRANK (1954) berichtet von einem *Crocidura leucodon*-♀, das während der Laktationszeit vorwiegend Fleisch fraß, während andere Feldspitzmäuse Insektennahrung vorzogen. Bei den Zwergspitzmäusen lag der Fall noch etwas anders, der Umschlag begann wenige Minuten nach der Geburt und hielt nur 2—3 Tage an.

Zur Frage des Aufenthaltes des ♀ im Nest bei den Jungen gibt es unterschiedliche Beobachtungen. Nach ZIPPELIUS (1958) sitzen säugende Waldspitzmäuse in einem Schlupfwinkel neben dem Brutnest und suchen es nur zum Säugen auf. WAHLSTRÖMS (1928) Waldspitzmaus verließ das Brutnest nur zur Nahrungsaufnahme und zum Koten. DEHNEL (1952) geht nicht direkt auf diese Frage ein, erwähnt aber, daß das ♀ sich während der ersten 10—14 Tage intensiv um das Nest kümmert, Schäden ausbessert etc. Nach ca. 2 Wochen hört es damit auf. Diese Beobachtungen entsprechen etwa meinen an *S. minutus*. Die ersten 2 Wochen verbrachten die ♀♀ im Nest bei den Jungen, danach hielten sie sich außerhalb davon auf.

Zur Jugendentwicklung. Im Fortbewegungsvermögen während der ersten Lebenstage unterscheiden sich junge Soricinae kraß von jungen Crocidurinae. Das wird besonders deutlich bei dem Vergleich der Beobachtungen an *S. minutus* mit den Beobachtungen von FRANK (1954) an gleichaltrigen *Crocidura leucodon*. Während die Zwergspitzmäuse am 5. PT nur auf dem Rücken oder auf der Seite liegen konnten und sich rollend fortbewegten, konnten die jungen Feldspitzmäuse sich in diesem Alter schon mit den Vorderbeinen am Boden abstützen und vorwärts kriechen. Junge Waldspitzmäuse verhalten sich darin ebenso wie Zwergspitzmäuse. ZIPPELIUS (1958) beschrieb ein „Kreisdrehen“ bei jungen Waldspitzmäusen, doch tritt das wohl erst in einem etwas fortgeschrittenen Stadium auf; bei den Zwergspitzmäusen habe ich es nicht beobachtet. Die Erklärung für das unterschiedliche Bewegungsvermögen beider Gattungen liegt in ihren unterschiedlichen Geburtsstadien (VOGEL 1972a). Während Hausspitzmäuse nach 30 Entwicklungstagen geboren werden, kommen Waldspitzmäuse — bei gleicher Entwicklungsgeschwindigkeit — schon nach 20 Entwicklungstagen zur Welt.

Das Einsetzen der Fluchtreaktion (14. PT) bei *S. minutus* beginnt etwa zur glei-

chen Zeit wie bei *S. araneus*. Dehnel (1952) sah es dort am 10.–11. PT, Crowcroft (1957) am 17.–18. PT und Zippelius (1958) am 21. PT. Die Interpretation solcher Daten ist schwierig, da sie von den Aufzuchtbedingungen, dem Gesundheitszustand der Tiere und anderen Faktoren abhängig sind. Ich habe auch den Eindruck, daß die Wurfgröße eine große Rolle spielt. So schien z. B. die gesamte Entwicklung der 2 Jungen von M17 ♀ schneller fortzuschreiten als bei dem anderen Wurf, der 4 Junge enthielt.

Die Verträglichkeit der Jungen paßt nicht in das Bild, das im allgemeinen von den Rotzahnspitzmäusen gezeichnet wird. Dehnel (1952) empfahl, junge *S. araneus* am 24. PT von der Mutter zu trennen, weil sie sich gegeneinander und der Mutter gegenüber feindlich verhalten. Nach Zippelius (1958) drohten sich junge Waldspitzmäuse zum erstenmal am 36. PT an, schliefen aber noch zusammen in einem Nest. Der Grund für die Auseinandersetzung war Streit um Futter. Bei den 2 Zwergspitzmauswürfen setzte die Unverträglichkeit erst rund am 60. und 100. PT ein. Man könnte einwenden, daß die Verträglichkeit der Jungen eine Gefangenschaftserscheinung sei; doch dagegen spricht ihre körperliche Entwicklung, ihr ausgezeichneter Gesamtzustand und ihre extreme Scheuheit, ihr „Wildtierverhalten". Meiner Meinung nach sind bisher die Haltungsbedingungen zu wenig beachtet worden. Je größer das Terrarium ist, je mehr Möglichkeiten zum Eingraben und Verstecken vorhanden sind, desto „verträglicher" werden die Tiere sein. Da wohl alle Beobachtungen unter verschiedenen Haltungsbedingungen stattgefunden haben, ist ihre Vergleichbarkeit nicht gewährleistet, und die Ergebnisse sollten deshalb mit Vorsicht interpretiert werden.

Dasselbe gilt für das Vorhandensein oder zeitliche Auftreten von Lautäußerungen. Junge Waldspitzmäuse gelten als wenig lautfreudig (Zippelius 1958; Vogel 1972 a; Vlasak 1973), Neugeborene gar als stumm. Die Zwergspitzmäuse riefen schon am Tag der Geburt (Abb. 6) und verfügten in der Folge über ein Lautinventar, das dem der Crocidurinae kaum nachsteht. Da viele Laute nicht spontan, sondern nur in spezifischen Reizsituationen auftreten, haben Angaben über Auf- bzw. Nichtauftreten von Lautäußerungen nur begrenzte Aussagekraft, solange sie nicht durch systematische Untersuchungen abgesichert sind. Eine Überprüfung der Verhältnisse bei der Waldspitzmaus wäre in diesem Zusammenhang wünschenswert.

Die Kommunikation brutpflegender ♀♀ mit ihren Jungen scheint auf 2 Ebenen stattzufinden. Erstens auf akustischer Ebene; sie ermöglicht eine Verständigung auf Distanz. Als Signale verfügen die ♀♀ über das Signalwispern und möglicherweise über Ratter- und Schnarrlaute, die in ihrer Bedeutung noch unklar sind. Die Jungen äußern ihre Pfiffe und Schreie, die auf die ♀♀ erregend wirken. Grünwald und Möhres (1974) konnten *Crocidura*-♀♀ mit nachgeahmtem Jungenfiepen veranlassen, eine Karawane zu bilden. Die Bedeutung von Zwitscher- und Wisperlauten bei der Verständigung von ♀ und Jungen ist für die Crocidurinae schon mehrfach betont worden (Frank 1954; Niethammer 1950; Vogel 1969; Zippelius 1972). Gould (1969) führt neben Wisperlauten (chirp, twitter) auch Klicks als ♀-juv.-Kontaktlaute an (für *Blarina, Suncus* und *Cryptotis*). Zweiseitige akustische Kommunikation ist vermutlich erst nach dem Ohrenöffnen der Jungen von Bedeutung, um diesen Zeitpunkt werden die Wisperlaute der Jungen intensiver. Bis dahin sind die Jungen auf Geruch und Tastsinn angewiesen (Zippelius 1958, 1972), der anderen Verständigungsebene.

Beim „Heimführen" eines Jungen durch das *S. minutus*-♀ (S. 17) wirkten wahrscheinlich Geruch und Tastsinn zusammen, vielleicht auch in Verbindung mit akustischen Signalen.

Diese Beobachtungen sind als Ansatz zu weiterer Arbeit gedacht. Eine befriedigende Klärung der sozialen Problematik kann wohl nur durch Freilandarbeit er-

reicht werden. Bei aller Einigkeit über die „asoziale" Lebensweise der *Sorex*-Arten sollte nicht vergessen werden, daß es Beobachtungen über Waldspitzmaus „familien" im Freiland gibt (Crowcroft 1957; Wegner in Goethe 1955, u. a.), die zumindestens die Möglichkeit eines zeitlichen Sozialverhaltens bei den Soricinae offen lassen.

Danksagung

Diese Beobachtungen machte ich im Rahmen einer umfangreicheren Arbeit, deren Durchführung durch das Entgegenkommen von Prof. O. Koenig und Prof. W. Kühnelt ermöglicht wurde. Herr Dr. W. Deutsch vom Phonogrammarchiv der Österr. Akad. der Wiss. nahm sich viel Zeit und Geduld, um mit mir die Sonagramme herzustellen, Herr Dr. W. Poduschka vermittelte die Übersetzung einer polnischen Arbeit, Herr Dr. F. Frank sah das Manuskript durch; allen danke ich herzlich.

Zusammenfassung

Ethologische Beobachtungen an 3 graviden Zwergspitzmäusen und ihren 10 Jungen. Die Tragzeit betrug bei einem ♀ mindestens 25 Tage; die Wurfgröße in einem Fall 2, in den beiden anderen Fällen 4. Mehrere Tage vor der Geburt änderte sich das Verhalten der ♀♀; ihre Flanken zitterten, sie streckten sich oft und bauten am Brutnest. Die Brutnester wurden oberirdisch angelegt und waren größer und fester als Schlafnester. Die Geburt erfolgte in einem Fall um 12.12 Uhr, die beiden anderen am Tage oder am frühen Abend. Eine Geburt wird im Protokoll beschrieben. Das ♀ half den Jungen beim Austritt, zerbiß Fruchthäute und Nabelschnüre, und fraß sie und die Plazenten auf. Nach der Geburt fraßen die ♀♀ nur Kleininsekten und lehnten anderes Futter ab; erst nach 2—3 Tagen nahmen sie es wieder an. Die ersten 1—2 Wochen blieben die ♀♀ bei den Jungen im Nest und bekämpften jeden Eindringling. Die Postembryonalstadien werden kurz beschrieben. Die Jungen bewegten sich anfangs durch Kippen und Rollen fort, ihre Körperbewegungen waren schon eng koordiniert. Die erste Fluchtreaktion wurde am 14. PT beobachtet. Nestgeschwister zeigten bis ins Alter von 2 Monaten in fremder Umgebung ein charakteristisches Kontaktverhalten, das aus Über- und Unterkriechen bestand. Die Unverträglichkeit der Jungen begann nach 2 bzw. 3 Monaten.

Die Neonaten äußerten im Nest Pfiffe und Schreilaute. Die Schreie waren anfangs mit Kontaktpfiffen vermischt. Nach 2—3 Wochen wisperten die Jungen, wenn sie im Nest waren oder wenn das ♀ zurückkam. Am Schwanz festgehaltene Junge gaben am 18. PT ein „Protestgeschrei" von sich. Die ♀♀ gaben bei der Rückkehr ins Nest Lautfolgen ab, die als „Signalwispern" bezeichnet wurden und wahrscheinlich als Erkennungssignal für die Jungen dienen. Am 18. PT führte ein ♀ ein Junges, das abseits vom Nest saß, zurück ins Nest; das Junge folgte ihm dabei an der Seite. Dasselbe ♀ erkannte seine Jungen nach 2tägiger Trennung am 36. PT. Die Beobachtungen werden als Hinweise dafür gedeutet, daß dem sozialen Verhalten bei der Zwergspitzmaus eine größere Bedeutung zukommt als es üblicherweise für die Soricinae angenommen wird.

Summary

Observations on the delivery-behaviour and postnatal development of Pygmy Shrews, Sorex minutus L.

Ethological observations on 3 pygmy shrews and 10 of their young in captivity. In one case the length of pregnancy was at least 25 days. The number of young in a litter was once 2 and twice 4 young. Several days before birth the behaviour of the females changed. They rested with trembling flanks, stretched themselves frequently and showed nestbuilding behaviour. The breeding nests had been built above earth in a larger and more solid way than the sleeping nests. One female delivered at 12.12 hrs, in two other cases delivery occured during the day or early at night. One delivery has been described in detail. The female gave help to its young during birth, bit through the embryonic membranes and umbilical cords and ate them as well as the plazenta. After delivery the females merely accepted small insects and refused other food. It took 2 to 3 days until they took to previous food again. During the first 1 to 2 weeks the females stayed with the young and were aggressive to any intruder. The postembryonic stages have been briefly described. During the first days the movements of the young contained of rolling to and fro, however there was a remarkable coordination of the body movements. Escape behaviour was observed at the very first on the 14. PT (postembryonic day). Young of the same litter showed typical contact-behaviour when in strange surroundings up to the age of 2 months (Fig. 5). Contact-behaviour consisted of crawling underneath and over each other. After 2 to 3 months unsociableness of the young appeared.

The newborn in the nest emitted whistles and cries (Fig. 6). During the first days the cries were mixed with contact-whistles (Fig. 7). After 2 to 3 weeks the young uttered a sort of whispering when they were in the nest or when the female returned to the nest. At the age of 18. PT the young emitted "protesting-cries" when being held by the tail (Fig. 8). The females uttered a series of sounds when returning to the nest (Fig. 9). This vocalization, described as "Signalwispern", has probably the function of a recognizing signal for the young. A young sitting outside the nest was carried back into the nest by the female; the young followed the female by her side. The same female recognized her young after 2 days of separation. The observations suggest that in this species social behaviour may be of more importance than generally accepted for the Soricinae.

Literatur

Adams, L. E. (1912): The Duration of Life of the Common and the Lesser Shrew, with some Notes on their Habits. Mem. Proc. Manchr. Lit. Phil. Soc. **56,** 1—10.

Andrew, R. J. (1963): The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. Behaviour **20,** 1—109.

Ansell, W. F. H. (1964): Captivity behaviour and post-natal development of the shrew *Crocidura bicolor.* Proc. Zool. Soc. London **142,** 123—127.

Arvola, A. (1974): Vocalization in the guinea-pig, *Cavia porcellus* L. Ann. Zool. Fennici **11,** 1—96.

Barrett-Hamilton, G. E. H.; Hinton, M. A. C. (1910—1921): A history of British Mammals. London: Gurney & Jackson.

Blasius, J. H. (1857): Naturgeschichte der Säugetiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Braunschweig.

Borowski, S. (1964): Moult of shrews (*Sorex* L.) under laboratory conditions. Acta theriol. **8,** 125—135.

Borowski, S.; Dehnel, A. (1952): Angaben zur Biologie der Soricidae. Ann. Univ. M. Curie-Sklod. (Sectio C) **7,** 305—448 (Poln.-dtsch. Zsfg.)

Brambell, F. W. R.; Hall, K. (1936): Reproduction of the Lesser Shrew *(Sorex minutus* Linnaeus). Proc. Zool. Soc. London 1936, 957—969.

Brambell, F. W. R.; Perry, J. S. (1945): The development of the embryonic membranes of the shrews *Sorex araneus* Linn. and *Sorex minutus* Linn. Proc. Zool. Soc. London **115,** 251—278.

Buchalczyk, A. (1972): Seasonal variations in the activity of shrews. Acta theriol. **17,** 221—243.

Buttler, G. (1953): Ein Beitrag zur Sexualbiologie der Insectivoren unter besonderer Berücksichtigung der accessorischen Drüsen der Soriciden *Crocidura leucodon* Herm. und *Crocidura russula* Herm. Diss. Techn. Hochsch. Braunschweig.

Crowcroft, P. (1957): The life of the shrew. London: Max Reinhardt.

Dehnel, A. (1952): The biology of breeding of common shrew *S. araneus* L. in laboratory conditions. Ann. Univ. M. Curie-Sklod. (Sectio C) **6,** 359—376 (Poln., russ. u. engl. Zsfg.).

Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. Morph. Ökol. Tiere **31,** zit. nach Slijper (1960).

Fons, R. (1973): Modalites de la reproduction et developpement postnatal en captivite chez *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Mammalia **37,** 288—324.

— (1974): Le repertoire comportemental de la pachyure etrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822). La Terre et la Vie 1974, 131—157.

Frank, F. (1954): Zur Jugendentwicklung der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon* Herm.). Bonn. Zool. Beitr. **5,** 173—178.

Gebczynski, M. (1971): The rate of metabolism of the lesser shrew. Acta theriol. **16,** 329 bis 339.

Goethe, F. (1955): Die Säugetiere des Teutoburger Waldes und des Lipperlandes. Abh. Landesmus. Naturk. Münster i. W. **17,** 1—195.

Gould, E. (1969): Communication in three genera of shrews (Soricidae): *Suncus, Blarina* and *Cryptotis.* Communications in Behavioral Biology, Part A, 3, 11—31.

Gould, E.; Negus, N. C.; Novick, A. (1964): Evidence for echolocation in shrews. J. experim. Zool. **156,** 19—37.

Grünwald, A.; Möhres, F. P. (1974): Beobachtungen zur Jugendentwicklung und Karawanenbildung bei Weißzahnspitzmäusen (Soricidae-Crocidurinae). Z. Säugetierkunde **39,** 321—337.

Herter, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren. Handbuch der Zoologie **8,** 10 (10) 1—50.

MERK-BUCHENBERG, (1911): Beiträge zur Biologie der Zwergspitzmaus *Sorex pygmaeus* Pall.. Zool. Beob. (= Zool. Garten, A. F.) **52,** *90—94.*
MEZHZHERIN, V. A. (1964): Dehnels phenomenon and its possible Explanation. Acta theriol. **8,** 95—114 (Russ., engl. Zsfg.).
MICHIELSEN, N. C. (1966): Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. Arch. Néerl. Zool. **17,** 73—174.
MILLAIS, J. G. (1904): The mammals of Great Britain and Ireland. London: Longmans Green.
NAAKTGEBOREN, C. (1960): Enkele waarnemingen over de geboorte van de laboratoriumrat, *Rattus norvegicus* (Berkenhout). Lutra **2,** 23—30.
— (1961): Beobachtungen der Geburt des Frettchens *(Mustela furo* L.). Bijdr. Dierk. **31,** 65 bis 73.
NIETHAMMER, G. (1950): Zur Jungenpflege und Orientierung der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Herm.). Bonn. Zool. Beitr. **1,** 117—125.
PELIKÁN, J. (1955): Beitrag zur Bionomie der Populationen einiger Kleinsäuger. Rozpr. Čes. Akad. Věd. **65,** 1—63 (Tschech., dtsch. Zsfg.).
PRECHTL, H.; SCHLEIDT, W. M. (1950): Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes I. Mitteilung. Z. vergl. Physiol. **32,** 257—262.
PUCEK, Z. (1960): Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of life. Acta theriol. **3,** 269—296.
SERGEEV, V. E. (1973): Nourishing material of shrews (Soricidae) in the flood-plain of the river Ob in the forest zone of the West Siberia. Izv. Sib. Otd. Akad. Nauk SSSR, Ser. biol. med. nauk, No. 87—93 (Russ., engl. Zsfg.).
SHERMAN, H. B. (1930): Birth of the young of *Myotis austroriparius.* J. Mamm. **11,** 495—503.
SLIJPER, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. Handbuch der Zoologie **9** (9), 1—108.
STEIN, G. (1931): Beiträge zur Kenntnis einiger mitteleuropäischer Säuger. Mitt. Zool. Mus. Berlin **17,** 273—298.
STEIN, G. H. W. (1961): Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus, *Sorex araneus,* und weiteren Rotzahnspitzmäusen. Z. Säugetierkunde **26,** 13—28.
TARKOWSKI, A. K. (1956): Studies on reproduction and prenatal mortality of the Common-Shrew *(Sorex araneus* L.). Part I. Foetal regression. Ann. Univ. M. Curie-Sklod (Sectio C) **9,** 387—429.
VLASÁK, P. (1972): The biology of reproduction and post-natal development of *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811, under laboratory conditions. Acta Univ. Carolinae-Biol. 1970. 207—292.
— (1973): Vergleich der postnatalen Entwicklung der Arten *Sorex araneus* L. und *Crocidura suaveolens* (Pall.) mit Bemerkungen zur Methodik der Laborzucht (Insectivora: Soricidae). Věstnik Čs. spol. zool. **3,** 222—233.
VOGEL, P. (1969): Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870). Rev. Suisse Zool. **76,** 1079—1086.
— (1970): Biologische Beobachtungen an Etruskerspitzmäusen (*Suncus etruscus* Savi, 1832). Z. Säugetierkunde **35,** 173—185.
— (1972a): Vergleichende Untersuchung zum Ontogenesemodus einheimischer Soriciden (*Crocidura russula, Sorex araneus* und *Neomys fodiens*). Rev. Suisse Zool. **79,** 1201—1332.
— (1972b): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex, Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verh. Naturf. Ges. Basel **82,** 165—192.
— (1974): Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (*Suncus etruscus,* Soricidae, Insectivora). Z. Säugetierkunde **39,** 78—88.
WAHLSTRÖM, A. (1928): Beiträge zur Biologie von *Sorex vulgaris.* Z. Säugetierkunde **3,** 284 bis 294.
ZIPPELIUS, H.-M. (1957): Zur Karawanenbildung bei der Feldspitzmaus (*Crocidura leucodon*). Bonn. Zool. Beitr. **8,** 81—85.
— (1958): Zur Jugendentwicklung der Waldspitzmaus, *Sorex araneus.* Eine verhaltenskundliche Studie. Bonn. Zool. Beitr. **9,** 120—129.
— (1972): Die Karawanenbildung bei Feld- und Hausspitzmaus. Z. Tierpsychol. **30,** 305—320.

Anschrift des Verfassers: RAINER HUTTERER, Institut für vergl. Verhaltensforschung der Österr. Akademie der Wissenschaften, Abt. 3, Ethologische Wildtierforschung. A-2295 Oberweiden Nr. 3, N.Ö.

Le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw (Mammalia, Rodentia)

Par J.-P. Airoldi

Station fédérale de Recherches agronomiques de Changins, Nyon, Suisse

Réception du Ms. 17. 3. 1975

Introduction

Il existe chez *Arvicola terrestris* (L.) deux formes principales qui se distinguent avant tout par leurs moeurs, mais également par certains aspects morphologiques. La forme aquatique, dont de nombreuses sous-espèces ont été décrites, est liée aux cours d'eau et aux eaux stagnantes. En Suisse, au nord des Alpes, ne se rencontre qu'une forme fouisseuse qui vit dans les prairies, les pâturages, les vergers et les jardins potagers et que, d'après Meylan et al. (1971), nous devons rattacher à la sous-espèce *A. t. scherman* Shaw. Les dégâts occasionnés par le campagnol terrestre ayant une importance économique non négligeable, la présente étude est une contribution à une meilleure connaissance de sa biologie et de son écologie en vue d'envisager une lutte plus efficace contre ce ravageur.

La recherche bibliographique que nous avons entreprise (Airoldi et Meylan 1974) montre qu'un grand nombre de travaux contiennent des données concernant le terrier du campagnol terrestre. Toutefois, dans la plupart des cas, ces informations ne découlent pas d'études systématiques mais sont plutôt le fruit d'observations isolées ou reprises d'autres auteurs. Ces publications sont souvent destinées à la vulgarisation agricole et ne font pas toujours preuve d'une grande rigueur scientifique.

Le nombre de travaux s'attachant uniquement à l'étude du terrier ou donnant, dans le cadre d'une monographie sur *Arvicola terrestris* L., une bonne description des réseaux de galeries, est assez restreint. Nous retiendrons en particulier les travaux de Dyckerhoff (1925), Mehl (1939), Eder (1948), Holisova (1956), Bernard et Bollaerts (1960), Vagt (1960), Hamar et Marin (1962), Hamar et al. (1965) et Mesch (1969). Cependant, aucun des auteurs cités, à part Holisova (1956) et Hamar et Marin (1962), n'a entrepris une étude comparative des terriers en vue de dégager certaines lignes directrices quant à leur structure.

Matériel et méthodes

De mai 1973 à mars 1974, nous avons ouvert un total de 36 terriers, dont la liste figure au Tableau 1. On peut classer les localités en trois groupes principaux:

1. le Jura: 15 relevés, altitudes d'environ 1000 m
2. le Plateau: 19 relevés, altitudes se situant entre 400 et 700 m
3. les Alpes: 2 relevés, altitudes de 900 et 1800 m

Les différents types de végétation, figurant dans la colonne D du Tableau 1, ont été définis comme suit:

a. pâturages: avec un éventail d'espèces végétales assez grand sur sols généralement maigres et peu profonds
b. prairies de montagne: avec un nombre d'espèces déjà plus réduit sur sols plus fertiles

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 23—42

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Tableau 1

Liste des localités et des terriers étudiés
A = No du terrier; B = localité; C = altitude; D = type de végétation (a. pâturage, b. prairie de montagne, c. prairie grasse, d. verger). E = date du relevé; occupation: 1 = adultes, 2 = subadultes, 3 = jeunes, 4 = total

A	B		C	D	E	1		2		3		4
						♂	♀	♂	♀	♂	♀	
1	La Chaumette, Bassins	VD	960 m	a	17-18.5.73	1	1				2	4
2	La Chaumette, Bassins	VD	980 m	a	22.5.73				1			1
3	La St-George, St-George	VD	1090 m	a	27+28.9+1.10.73	1	1					2
4	La St-George, St-George	VD	1090 m	a	28.9+1.10.73	1	1					2
5	La St-George, St-George	VD	1090 m	a	2.10.73		1		2			3
6	La St-George, St-George	VD	1080 m	a	6-13.11.73	1	1		1			3
7	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD	1180 m	a	25. 5.73		1					1
8	Col du Mollendruz, Mont-la-Ville	VD	1180 m	a	29-30.5.73		1		1	2	3	7
9	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	18.7.73		1			4	1	6
10	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	19.7.73	1	1					2
11	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	1.8.73	1	1					2
12	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	10.8.73	1	1					2
13	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	10-11.10.73			1	1			2
14	Le Cerneux-Péquignot	NE	1080 m	b	10-11.10.73		1	2	1			4
15	Prévondavaux, St-Oyens	VD	740 m	c	9.10.73	1	1					2
16	Changins, Duiller	VD	440 m	c	1.7.73		1	1				2
17	Changins, Duiller	VD	440 m	c	3.7.73			1	1			2
18	Changins, Duiller	VD	440 m	c	12.7.73	1	1					2
19	Changins, Duiller	VD	440 m	c	19.11.73	1	1					2
20	Prangins	VD	420 m	c	26+27.2.74	1	1	2				4
21	La Pièce, Gilly	VD	440 m	c	22+23.1.74	1	1					2
22	Gollion	VD	520 m	d	13+16.7.73	1	1			3	2	7
23	Cortaillod	NE	440 m	d	6-8.6.73		1			1	4	6
24	Cortaillod	NE	440 m	d	6-8.6.73		1	1	2	1		5
25	Cortaillod	NE	440 m	d	6-8.6.73	1	1			3	3	8
26	Cortaillod	NE	440 m	d	10.9.73			1	1			2
27	Cortaillod	NE	440 m	d	11.9.73	1						1
28	Cortaillod	NE	440 m	d	5+6.10.73	1	1	1				3
29	Cortaillod	NE	440 m	d	30.10.73				3			3
30	Cortaillod	NE	440 m	d	30+31.10.73	1						1
31	Cortaillod	NE	440 m	d	31.10+1.11.73	1	1					2
32	Bretigny	VD	700 m	c	26+27.3.74	1	1				1	3
33	Bretigny	VD	700 m	c	27-29.3.74	1	1	3	2			7
34	Bretigny	VD	700 m	c	26.3.74	1						1
35	Bètre, Champéry	VS	910 m	b	14.6.73	1		1	3			5
36	Planachaux, Champéry	VS	1780 m	a	15.6.73		1					1

c. prairies grasses: riches en graminées. Elles sont fauchées plusieurs fois par année et engraissées artificiellement. Lorsqu'elles sont abandonnées, on observe souvent une prolifération du chiendent, *Agropyron repens,* et d'autres mauvaises herbes
d. vergers: à Cortaillod, grande plantation de pruniers; à Gollion petit verger de pommiers.

La présence du campagnol terrestre dans un biotope donné se traduit par l'existence de taupinières, qui, lorsqu'elles sont fraîches, nous indiquent que les terriers sont occupés. Elles sont parfois difficiles à déceler, notamment dans les vergers et les prairies après le passage des machines agricoles, ou peuvent être confondues avec celles de la taupe, *Talpa europaea* L. La pose de pièges avant l'ouverture d'un terrier nous permet d'y capturer les individus. Dans quelques cas, ceux-ci ont été attrapés en cours de dégagement des galeries.

Un terrier étant retenu pour étude, nous quadrillons la surface en carrés de 1 m de côté. Nous relevons sur un plan à l'échelle 1:50 la position et les dimensions des taupinières, et notons également l'emplacement des trous communiquant avec l'extérieur. Puis nous ouvrons le terrier, en dégageant chaque galerie. Aux bifurcations, nous disposons des trappes-pinces dans les ramifications que nous n'ouvrons pas immédiatement, afin d'éviter qu'un animal nous échappe. Nous reportons soigneusement sur le plan, le tracé des galeries, les profondeurs du plancher de celles-ci, à raison de 2 à 3 relevés par mètre, l'emplacement des nids, réserves, cavités, débris alimentaires, endroits de défécation. Pour les nids, ainsi que les réserves d'une certaine importance, nous exécutons un relevé à l'échelle 1:20. La Figure 1 représente, à titre d'exemple, le plan du terrier no 15.

Sur chaque plan, nous avons mesuré la longueur du réseau de galeries à l'aide d'un curvimètre et dénombré les culs-de-sac, bifurcations et boucles, éléments dont les nombres sont donnés au Tableau 2.

Nous avons évalué la surface occupée par un terrier au moyen de deux méthodes différentes, illustrées par la Figure 1. La première consiste à faire la somme des carrés de $^1/_4$ de m^2 traversés par une galerie et de ceux compris dans les boucles. Nous obtenons ainsi la surface du polygone circonscrit au réseau de galeries. Pour la seconde, nous déterminons la plus grande longueur a et, perpendiculairement à celle-ci, la plus grande largeur exprimée par $b_1 + b_2$. Ces deux paramètres nous permettent de tracer une ellipse d'axes a et $b_1 + b_2$ que nous faisons coïncider empiriquement avec le réseau de galeries. Les surfaces ainsi déterminées nous fournissent deux approximations du domaine vital des occupants du terrier.

Les animaux capturés sont disséqués, afin de déterminer leur maturité sexuelle. Nous prélevons les cristallins, dont la pesée permet une estimation de l'âge suivant les critères

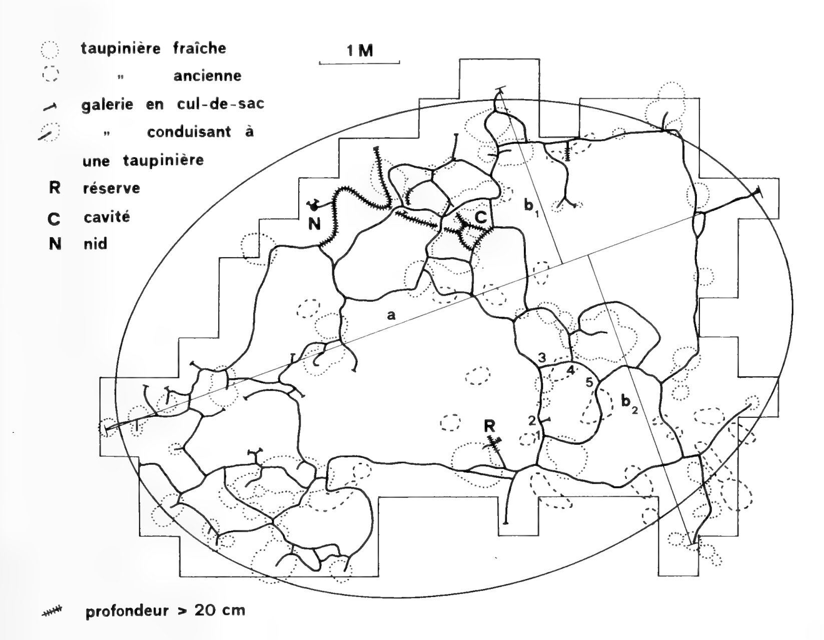


Fig. 1. Plan du terrier no 15 (explications complémentaires dans le texte)

établis par Morel (1976). Les occupants des terriers ont été classés dans les trois groupes ci-dessous, qui correspondent aux colonnes 1, 2 et 3 du Tableau 1:
1. adultes: cristallins de plus de 6 mg, correspondent à un âge supérieur à 2 mois
2. subadultes: cristallins de 2—6 mg, âge compris entre 1 et 2 mois
3. juvéniles: cristallins pesant moins de 2 mg, âge inférieur à un mois

Cependant, dans certains cas, nous avons intégré dans la première catégorie des individus âgés d'environ 2 mois, mais ayant déjà atteint leur maturité sexuelle.

Les parasites ont été extraits des nids par la méthode de Berlese; ce sont essentiellement des acariens et des puces. Les réserves ont été triées, déterminées, séchées et pesées. Le matériel suivant a été conservé: crâne et peau des individus, ainsi que le reste du corps à l'alcool, les parasites, nids et réserves.

Pour les calculs statistiques, nous nous sommes principalement référés à Grémy et Salmon (1969) et avons consulté les tables de Documenta Geigy (1963).

Résultats

1. Le terrier

Longueur totale des galeries: Les données de la littérature concernant cette longueur sont assez variables, mais permettent de la situer entre 10 et 80—90 m pour la forme fouisseuse (Mehl 1939; Eder 1948; Gaudchau 1953; Hamar et Marin 1962; Hamar et al. 1965; Bollow 1966; Mesch 1969). Le réseau de plus de 300 m dégagé par Bernard et Bollaerts (1960), mais dans lequel aucun individu n'a été trouvé, constitue certainement un cas particulier. Pour la forme aquatique, la longueur ne dépasserait pas 30 m (Hamar et Marin 1962), ce qui diffère des résultats de Vagt (1960). Les terriers ouverts par Holisova (1956), de dimensions réduites, font penser davantage à la forme aquatique qu'à la forme fouisseuse à laquelle l'auteur semble pourtant rattacher les occupants. Il est probable qu'un certain nombre de facteurs, souvent difficiles à mettre en évidence, comme la nature du sol, le type de végétation, la saison, l'âge des occupants, aient une influence sur la longueur du terrier (Eder 1948; Mehl 1950).

Nous avons représenté à la Figure 2 le nombre de terriers en fonction de leur longueur. La distribution obtenue, de moyenne 52.9 m et de médiane 43.2 m est dissymétrique, mais pas de façon significative (Test du signe). Rappelons que dans une distribution normale, ces deux paramètres coïncident. La transformation logarithmique des données nous fournit une distribution d'allure normale, de moyenne 1.604 (s = 0.346), qui correspond à 40.2 m.

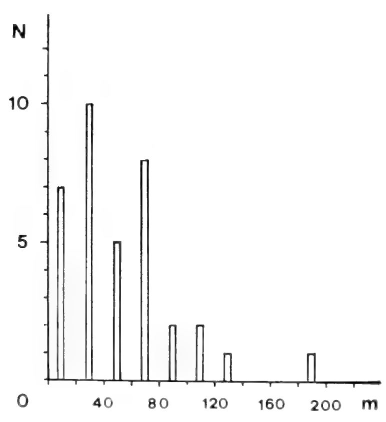


Fig. 2. Répartition du nombre de terriers en fonction de leur longueur exprimée en mètres (m)

En examinant la Figure 2, on remarque deux pics, ce qui indiquerait que nous avons deux groupes de terriers. En fixant une longueur limite à 50 m, nous constatons que les terriers la dépassant ont été relevès en automne et hiver, ceux ne l'atteignant pas proviennent du printemps et de de l'été. Il y a tout de même quelques exceptions, mais les terriers d'été d'une longueur supérieure à 50 m sont habités par des couples d'adultes, alors que ceux d'hiver inférieurs à 50 m sont habités par des individus seuls groupes est de 33.8 m et 69.9 m. Donc, en hiver, la longeur est généralement prés de 2 fois plus grande qu'en été. Cette différence est encore ou des subadultes. La moyenne pour chacun des

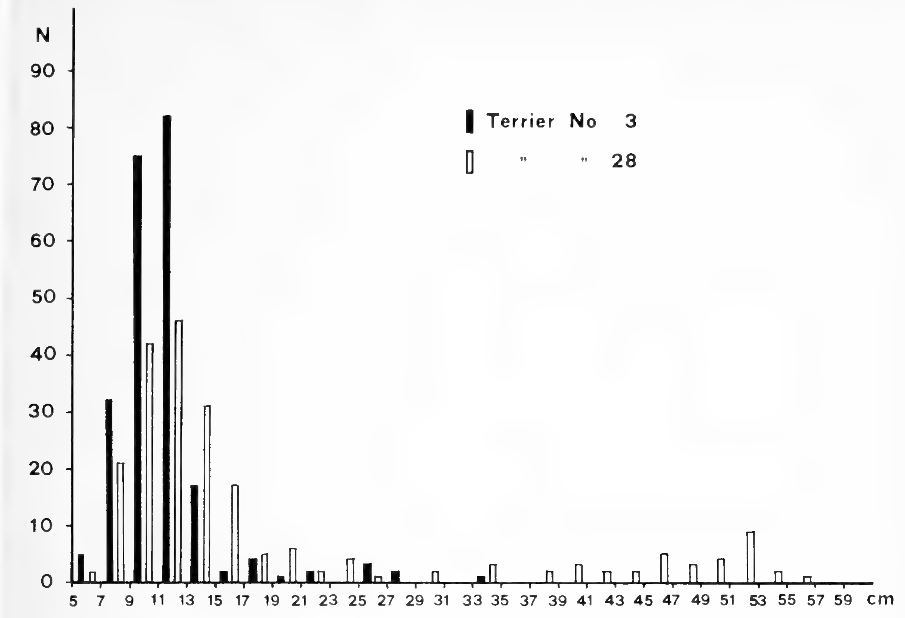


Fig. 3. Répartition du nombre de profondeurs relevées dans deux terriers

marquée pour les terriers occupés par des couples. On peut admettre que la recherche de nourriture, plus intense à l'approche de l'hiver, dans le but d'amasser des réserves incite des individus à agrandir leur réseau de galeries. Notons cependant que la lngueur dépend aussi du type d'occupation, comme nous le verrons ci-dessous.

Le terrier no 6 constitue probablement une exception et pourrait résulter de l'annexion d'un ancien réseau. En effet, sur une partie représentant environ 55 m, dépourvue de taupinières fraîches, les galeries nous ont paru mal entretenues et peu parcourues. En faisant abstraction de cette partie, ses dimensions se rapprochent de celles des autres réseaux. Notons que les terriers forment des entités nettement séparées, sans communications entre elles. Il n'est toutefois pas impossible que, dans certains cas, à la suite de la mort des occupants d'un terrier par exemple, d'autres individus s'y installent ou l'annexent à leur réseau, du moins en partie.

Profondeurs: Nous avons représenté à la Figure 3 la distribution du nombre de profondeurs relevées pour deux terriers différents. Elle est unimodale dans le cas du no 3 et bimodale pour le no 28. Tous les terriers que nous avons étudiés ont des profondeurs distribuées de manière analogue à l'un des deux exemples ci-dessus. Il ressort de la Figure 3 que la plupart des profondeurs sont situées entre 7 et 20 cm. Il arrive cependant que certaines d'entre elles soient supérieures à 20 cm; c'est le cas notamment pour le no 28, qui comprend deux parties, l'une superficielle, à moins de 20 cm ($\bar{x}$ = 12.5 cm), l'autre profonde, à plus de 30 cm ($\bar{x}$ = 46.1 cm). Entre deux, nous avons une zone de transition. De façon générale, le réseau superficiel se trouve entre 7 et 20 cm ($\bar{x}$ = 12.0 cm) et le réseau profond entre 30 et 60 cm, plus rarement 100 cm ($\bar{x}$ = 39.7 cm). Les profondeurs données par Bernard et Bollaerts (1960) pour les galeries principales vont de 5 à 20 cm, ce qui correspondrait à un réseau superficiel. Hamar et al. (1965), en revanche, les situent entre 10 et 35 cm, sans distinguer de réseau profond.

La Figure 4 représente le nombre de terriers en fonction du pourcentage respectif de leur partie profonde. On constate qu'à une altitude égale ou supérieure à

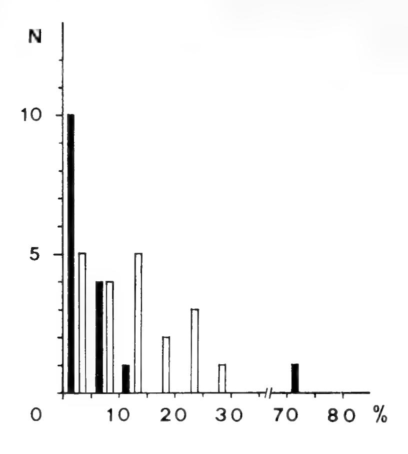


Fig. 4. Répartition du nombre de terriers en fonction du pourcentage de leur réseau profond. Colonnes pleines = terriers d'une altitude ⩾ 900 m; colonnes évidées = terriers d'une altitude < 900 m

900 m, celle-ci est rarement supérieure à 10 % de l'ensemble, alors qu'en plaine, elle peut atteindre jusqu'à 30 % de la longueur totale. Le terrier no 36 constitue une exception. Etant donné que c'est le seul relevé des Alpes à cette altitude, nous ne nous permettrons pas de tirer de conclusions à son sujet. Nous pensons cependant qu'il pourrait s'agir d'un réseau de taupe occupé par le campagnol terrestre. Le diamètre des galeries (3—4 cm) et leur profondeur moyenne tendraient à confirmer cette hypothèse.

En faisant abstraction du no 36, nous trouvons en moyenne 1.8 m (0—4.9 m) de galeries ayant une profondeur supérieure à 20 cm pour les terriers de montagne et 5.5 m (0—16.6 m) pour ceux de plaine. Il faut souligner cependant que les terriers de plaine de dimensions réduites ont un réseau profond de faible étendue, mais qu'à partir d'une longueur totale de 50 m, celui-ci en constitue le 10 % ou plus. En revanche, même les terriers de montagne les plus longs n'ont pas de réseau profond étendu.

Nous proposons deux explications à cette différence. Premièrement, en montagne, la couche de terre meuble de peu d'épaisseur et le sol rocailleux rendent souvent difficile l'établissement de galeries de profondeur, sans pourtant les empêcher, alors qu'en plaine, la structure du sol permet aux individus de creuser plus profondément. Secondement, en altitude, la couche de neige protège le sol contre les variations de température, celui-ci gèle moins facilement qu'en plaine, où cette protection fait défaut. Le réseau profond correspondrait donc à une zone refuge et protègerait les individus du froid en hiver.

Giban (1954) note que le terrier du campagnol terrestre se compose de deux parties, l'une à 8—15 cm de profondeur, en général dense, l'autre à 30—40 cm, plus simple et comprenant le nid. Ajoutons que ce schéma n'est vraiment typique que pour les terriers de plaine à partir de l'automne et en hiver. En été, le réseau profond n'est pas toujours présent; peut-être n'est-il creusé ou remis en état qu'à l'approche de l'hiver. Enfin, de nombreux auteurs font état d'une galerie de fuite ou de sécurité, utilisée en cas de danger. Sa profondeur est variable et va de 70 cm (Dyckerhoff 1925) à 2 m (Mehl 1950). Nous avons trouvé dans de nombreux cas une, voire deux galeries descendant nettement en-dessous du reste du réseau. Nous pensons également qu'elle joue un rôle de refuge. En effet, par sept fois, c'est dans la plus profonde des galeries du terrier que nous avons retrouvé le ou les individus que nous n'avions pu capturer avant le début de l'ouverture du terrier.

Surfaces des terriers et densités de galeries: La surface occupée par un terrier peut être assimilée au domaine vital de ses occupants. Nous avons procédé à son

Tableau 2

Dimensions et caractéristiques des terriers étudiés

A = No du terrier; F = long. totale; G = % partie plus prof. que 20 cm, par rapport à F; H = prof. moyenne; I = prof. max.; J et K = surfaces calculées par la méthode du polygone circonscrit et par la méthode de l'ellipse; L = n de nids; M = présence de réserves (+); N = n total de bifurcations; O = n de culs-de-sacs; P = n de boucles (* = terrier non plan); Q = n d'orifices communiquant avec l'extérieur.

A	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q
1	65.0	1.1 %	9.09	32	43.75	267.68	1	+	33	31	4	20
2	26.2	14.5 %	12.91	72	14.00	54.58	1	+	21	19	2	
3	80.0	2.4 %	11.92	35	41.25	90.43	3	+	114	111	4	2
4	71.8	6.8 %	14.21	70	39.00	89.02	2	+	86	81	6	3
5	66.6	0.3 %	10.07	22	28.75	72.06	3	+	108	109	3	14
6	199.3	1.2 %	12.50	44	134.50	372.87	1	+	228	200	18	
7	18.4	5.4 %	10.52	25	10.25	27.55	1		7	9		
8	42.4	9.0 %	13.52	55	20.50	63.11	2		43	41	3	3
9	12.8	0.8 %	9.78	30	7.25	11.14	1	+	9	12		
10	60.1	4.5 %	12.43	50	30.50	84.45	2		74	70	5	1
11	33.0	2.0 %	12.28	50	17.50	46.15	1	+	26	30		
12	17.3	4.0 %	13.40	55	10.50	36.83	1		8	10		1
13	57.1	2.8 %	14.74	65	33.50	155.43	1	+	39	41		
14	17.6	7.4 %	17.45	48	9.25	13.47	1	+	17	15	2	
15	73.0	7.9 %	16.59	62	35.25	42.34	1	+	92	44	26*	
16	30.0	10.3 %	15.42	55	13.50	39.56	2		30	31	2	3
17	11.9	14.3 %	23.16	80	5.00	5.10	1		10	6	3	
18	13.6	27.9 %	18.15	85	7.25	16.48	1		11	13		8
19	45.5	4.2 %	11.01	47	18.75	55.34	2		78	78	2	
20	103.2	10.9 %	15.27	50	38.25	87.13	1	+	149	112	24*	
21	127.6	6.8 %	14.10	30	65.75	160.70	1	+	157	108	29*	
22	62.2	17.8 %	15.02	58	34.50	116.99	5		52	33	13*	9
23	35.0	4.9 %	12.02	40	20.00	46.47	1	+	26	24	2	1
24	47.3	19.9 %	14.88	51	25.50	62.25	4		43	44	1	5
25	43.9	3.9 %	9.58	36	23.75	47.49	3		41	36	4	1
26	22.2	23.4 %	20.64	48	11.00	34.73	3		23	21	2	2
27	29.9	7.7 %	13.18	28	17.50	111.58	1	+	15	17		
28	82.2	20.2 %	19.00	54	30.25	39.25	1	+	105	54	28*	
29	39.1	10.7 %	17.31	54	17.75	62.80	1		39	33	4	
30	22.9	24.4 %	17.12	48	12.25	40.03	-		11	11	1	
31	78.9	14.3 %	18.83	55	29.00	75.26	1	+	106	55	29*	
32	98.5	2.8 %	13.51	32	48.25	164.81	2	+	99	77	13*	
33	109.2	7.6 %	18.52	105	50.25	91.68	2	+	116	63	29*	
34	4.8	0.0 %	12.80	22	2.50	2.24	-		6	6	1	
35	24.2	0.0 %	12.11	21	14.00	45.91	1		10	12		
36	32.4	72.5 %	22.84	35	15.00	38.62	1		43	45	1	

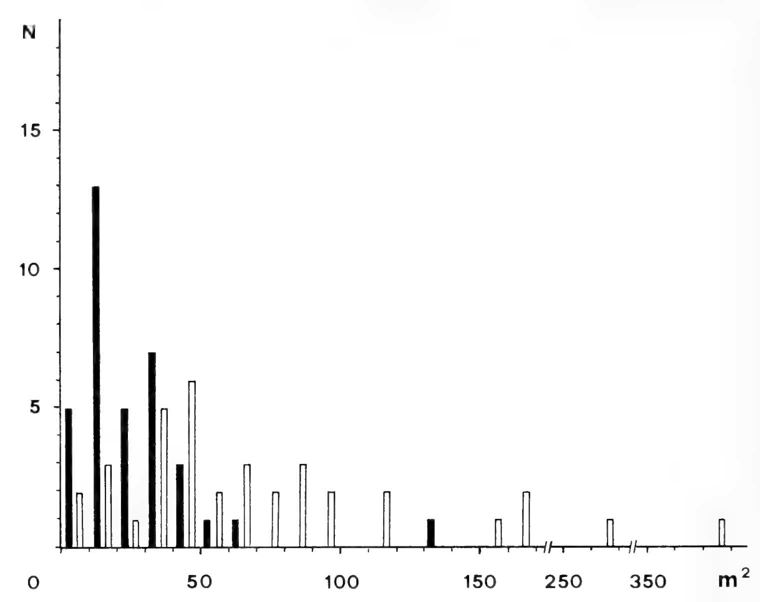


Fig. 5. Répartition du nombre de terriers en fonction de la surface occupée (m^2), calculée par la méthode du polygone circonscrit (colonnes pleines) et la méthode de l'ellipse (colonnes évidées)

évaluation au moyen des deux méthodes décrites ci-dessus et illustrées par la Figure 1. Les valeurs obtenues sont reportées au Tableau 2 (colonnes J et K). Nous avons représenté à la Figure 5 le nombre de terriers en fonction de la surface occupée. Nous remarquons que les valeurs calculées à partir de la méthode du polygone circonscrit montrent une variation plus faible (extrêmes: 2.5 et 134.5 m^2) que celles obtenues par la méthode de l'ellipse (extrêmes: 2.24 et 372.87 m^2). La moyenne et la médiane sont respectivement égales à 27.13 et 19.60 m^2, et 76.98 et 55.01 m^2. La différence entre ces deux paramètres indique à nouveau une dissymétrie dans la distribution des valeurs, qui n'est toutefois pas significative (Test du signe). Eder (1948) admet une surface d'action de 10 m^2, pouvant s'étendre à 1000 m^2, se qui nous paraît trop élevé. Panteleyev (1968) donne, pour des terriers d'hiver de formes aquatiques d'URSS, des moyennes de 24 et 34 m^2, suivant les régions. Sa méthode d'évaluation est très semblable à celle du polygone circonscrit que nous avons utilisée.

Nous avons calculé les corrélations existant entre les surfaces ainsi qu'entre ces dernières et la longueur. Le coefficient de corrélation utilisé est le R de Spearman, qui n'exige pas de distribution normale des grandeurs considérées. Il est en fait basé sur la correspondance des rangs des valeurs observées. Les coefficients trouvés sont tous très significatifs ($2\alpha \leqslant 0.001$). Ceci nous permet de dire que même si les surfaces obtenues à l'aide des deux méthodes sont différentes, elles occupent des rangs voisins. De plus, elles augmentent avec la longueur, ce qui paraît logique.

La densité de galeries est le quotient de la longueur par la surface, exprimée en m/m^2. Nous dèsignerons par D_1 et D_2 les quotients de la longueur par la surface calculée par l'une et l'autre méthodes. Les distributions de ces deux grandeurs sont données à la Figure 6. La moyenne et la médiane égalent 1.99 m/m^2 et 1.91 m/m^2 pour D_1, 0.88 et 0.76 m/m^2 pour D_2. La densité calculée d'après les données de Mesch (1969) est de 0.26 m/m^2. Mais cet auteur ne décrit pas la méthode utalisée pour déterminer la surface.

Le quotient de deux grandeurs qui corrèlent et sont distribuées de manière semblable a pour effet de regrouper les valeurs autour de la moyenne. C'est ce que nous constatons en comparant les Figures 5 et 6. Cependant, la distribution de D_2 est significativement dissymétrique ($2\ \alpha = 0.05$), principalement à cause des valeurs supérieures à 1.5 m/m², lesquelles correspondent à des cas particuliers. Ceci nous amène à discuter des deux méthodes d'évaluation de la surface et de la densité. D_1 corrèle avec D_2 ($2\ \alpha \approx 0.001$) et lui est en moyenne 3 fois supérieur. Il y a cependant des écarts assez prononcés. Les cas les plus frappants concernent les terriers d'aspect plutôt longiligne avec relativement peu de ramifications. Dans ces cas-là, l'ellipse vaut jusqu'à 6 fois le polygone. Lorsque le réseau a une forme presque elliptique, les deux méthodes tendent à coïncider. C'est ce qui explique les valeurs de D_2 supérieures à 1.5 m/m², qui appartiennent, plutôt à la distribution de D_1 qu'à celle de D_2. Le polygone ne prend en considération qu'une étroite bordure autour du terrier et correspond approximativement au domaine vital. L'ellipse, généralement le dépasse largement. D'après nos observations, les points les plus rapprochés de deux terriers sont distants d'au moins 30 cm. Cette proximité de deux galeries n'existe souvent qu'en quelques rares points. Les terriers fortement imbriqués sont peu fréquents. Une zone inhabitée s'étend entre les différents foyers, même lorsque la densité de population atteint 200—300 individus/ha. Nous avons comparé, là où plusieurs terriers ont été ouverts simultanément, les sommes des surfaces obtenues par les deux méthodes et avons constaté qu'en additionnant les ellipses, on trouvait une surface assez proche de l'aire totale prospectée. Peut-être que lorsque les densités de populations sont plus fortes que celles que nous avons rencontrées, comme cela peut se produire dans certaines circonstances (MOREL et MEYLAN 1970), les terriers ont tendance à se rapprocher encore davantage, les deux méthodes donnant alors des résultats comparables. Nous n'avons malheureusement pas pu vérifier ce fait dans le cadre de cette étude. Le choix entre les deux méthodes d'évaluation de la surface dépend du problème posé. Le polygone nous donne une approximation du domaine vital, tandis que l'ellipse correspond davantage à un domaine potentiel, pouvant être colonisé. Lorsque les densités de populations sont très fortes, les surfaces obtenues par les deux méthodes tendent à coïncider.

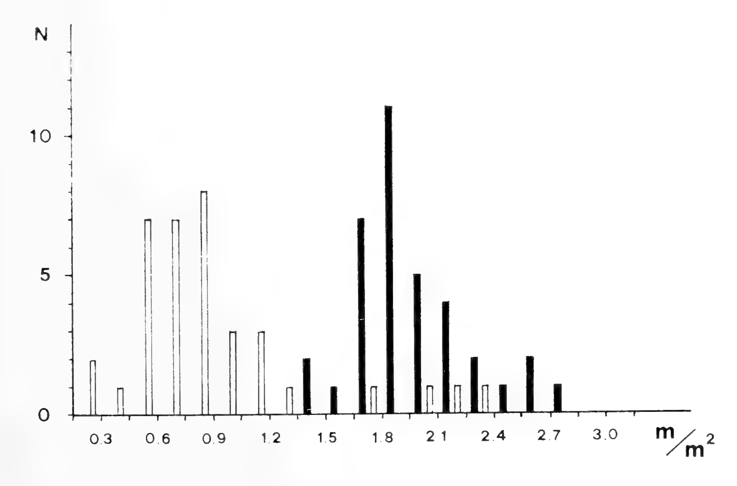


Fig. 6. Répartition du nombre de terriers en fonction de la densité de galeries en m/m², calculée sur la base des surfaces obtenues par la méthode du polygone circonscrit (colonnes pleines) et par la méthode de l'ellipse (colonnes évidées)

Disposition des taupinières: Mehl (1939), Eder (1948), Gaudchau (1953), Meylan (1965) entre autres, mettent en évidence le fait que chez le campagnol terrestre, les taupinières sont placées latéralement par rapport aux axes des galeries, au contraire de la taupe qui évacue la terre à la verticale de celles-ci. Il n'est pas toujours facile de déceler les relations entre les galeries et les taupinières, souvent érodées par la pluie ou détruites par l'exploitation agricole. Parfois, elles ont une position isolée, sans communication apparente avec le réseau, le campagnol en ayant rebouché une partie. Il arrive que ce travail soit fait avec tellement de soin, dans une terre généralement compacte, qu'il est impossible de repérer le tracé de l'ancienne galerie. En examinant la Figure 1, on s'aperçoit, qu'effectivement, très souvent, les taupinières se trouvent à l'extrémité de ramifications relativement courtes, partant de la galerie principale, certaines étant néanmoins situées juste au-dessus. Nous pouvons confirmer que, de façon générale, le campagnol terrestre évacue la terre latéralement au moyen de courtes galeries montant obliquement vers la surface.

Il ressort du Tableau 2 (colonne Q) que les orifices communiquant avec l'extérieur sont plus fréquents au printemps et en été qu'en automne. Ils font complètement défaut en hiver. Leur nombre par terrier est généralement faible. Le rôle qu'ils jouent n'est cependant pas clair. On peut supposer qu'ils sont en relation avec la recherche de nourriture à la surface du sol, l'émigration et, éventuellement, l'aération du réseau.

Structure des terriers: Pour Löschnig et Schechner (1911), le terrier du campagnol terrestre se compose du nid, de quelques chambres de réserves et de plusieurs galeries. A côté de cette partie principale, il y aurait, pour ces auteurs, un ou plusieurs réseaux secondaires, reconnaissables aux petites taupinières, utilisés pour la recherche de nourriture et qui seraient abandonnés par la suite. Eder (1948) distingue trois types de galeries différentes: une ou deux galeries principales, plusieurs galeries de recherche de nourriture et une ou deux galeries de fuite. Parfois, un terrier secondaire jouxte le premier. Hamar et Marin (1962) admettent deux types de terriers, ceux ayant des galeries groupées et ceux avec une galerie principale d'où partent des ramifications secondaires. Bollow (1966), en revanche, estime qu'il est impossible de définir un schéma général.

En examinant la structure des terriers que nous avons étudiés, nous avons pu mettre en évidence un certain nombre d'éléments se retrouvant dans presque tous les cas. Notons la présence d'une, parfois de plusieurs galeries principales, à partir desquelles partent un grand nombre de ramifications de longueur variable, allant de quelques centimètres à plusieurs mètres. Une galerie secondaire peut à son tour se ramifier et cela peut continuer. Il arrive également qu'il se forme des boucles. Nous entendons par là le plus court chemin partant d'un point et y revenant, sans parcourir deux fois une même portion de galerie. Citons, comme exemple, la boucle 1 — 2 — 3 — 4 — 5 — 1 de la Figure 1. Finalement, le réseau de galeries peut prendre un aspect assez compliqué. Le terrier apparaît donc comme un ensemble dynamique, susceptible d'évoluer.

Nous avons essayé, sur la base de nos relevés, de dresser à la Figure 7, un schéma d'évolution du terrier. Les plans représentés correspondent tous à des terriers étudiés; ils sont légèrement simplifiés. Nous avons, en effet, omis les ramifications plus courtes que 50 cm, afin de ne pas surcharger le dessin. La lignée b — c — d regroupe des terriers de localités d'une altitude voisine de 1000 m, où la densité de population est relativement faible. Les terriers sont plutôt longilignes et le nombre de boucles est faible. En effet, rien n'empêche les individus de s'étendre dans toutes les directions. Dans la série a — e — f — g — h, nous avons des terriers de plaine, dans des situations de densités de populations croissantes. Ils sont d'abord longilignes, tout en contenant quelques boucles, dont le nombre va en augmentant.

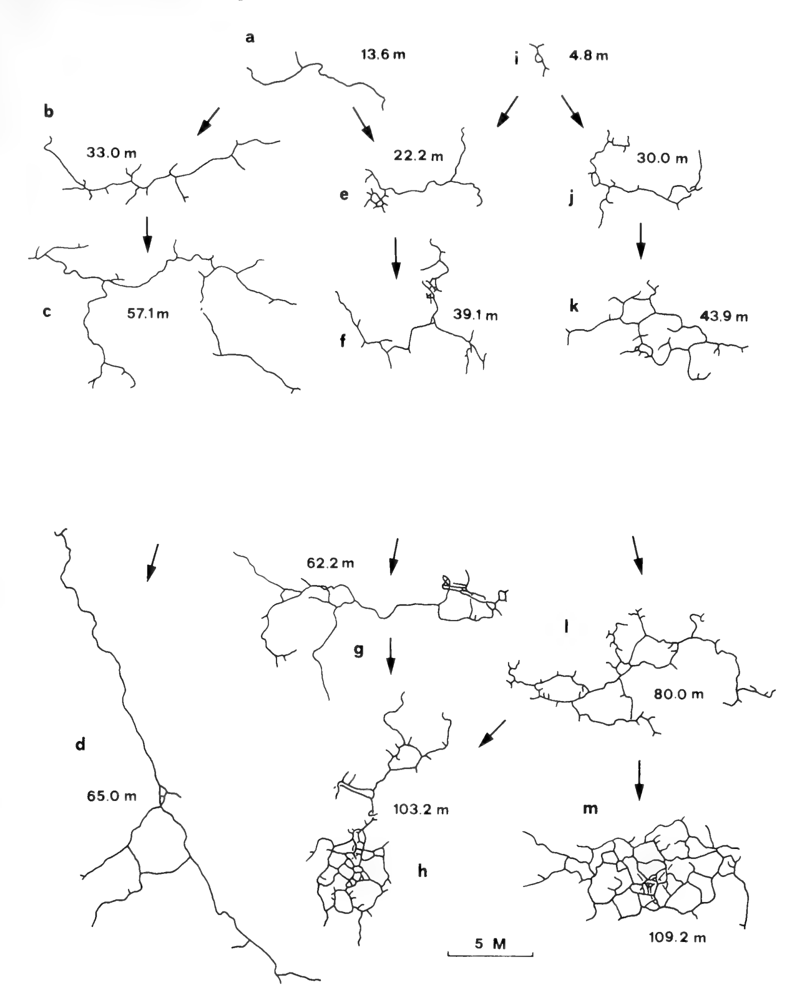


Fig. 7. Schéma de l'évolution des terriers, fondé sur des plans originaux légèrement simplifiés

La lignée i — j — k — l — m comprend des terriers de plaine, sauf le stade l. Ici, la densité de population est nettement plus forte, ce qui empêche les individus de s'étendre beaucoup et les oblige à creuser un réseau refermé sur lui-même, qui contient, de ce fait, de nombreuses boucles. Ainsi, nous avons une très forte densité de galeries au mètre carré. Les terriers h, l, m ont été relevés en automne et en hiver. C'est à cette époque que les populations atteignent leurs plus fortes densités. La longueur du terrier n'a pas tendance à diminuer lorsque la densité de population augmente, comme le suppose KLEMM (1958).

En plus des boucles, nous avons également dénombré les culs-de-sac et les bifurcations. Celles-ci peuvent être d'ordres différents. Les plus fréquemment relevées ont 3 embranchements, celles en ayant 4 ou 5 sont plus rares et nous n'en avons jamais trouvé à 6. Si nous désignons par A_3, A_4, A_5 le nombre de bifurcations à 3, 4 et 5 embranchements, par B le nombre de boucles et C le nombre de culs-de-sac, nous avons pu établir la relation suivante entre les différents éléments: $A_3 + 2A_4 + 3A_5 + 2 = 2B + C$. Celle-ci est une autre formulation de la relation ci-dessous

établie par Euler pour un polyèdre présentant S sommets, F faces et A arêtes: F + S = A + 2. Ces deux formules sont équivalentes, ce que nous renoncerons à démontrer dans le cadre de cette étude. Elles ne s'appliquent cependant qu'aux terriers plans ou assimilés qui sont caractérisés par le fait que toutes les relations entre les bifurcations d'un réseau peuvent être ramenées à un espace à deux dimensions. Cela n'est pas toujours possible, c'est le cas notamment du terrier de la Figure 1 dans la région de la partie profonde. Lorsque le terrier n'est pas plan, il devient difficile de dénombrer les boucles, car l'application de la définition donnée plus haut n'est plus possible, à moins de faire une représentation à trois dimensions. L'astérisque figurant dans la colonne P du Tableau 2 signifie que le terrier n'est pas plan et le nombre de boucles correspond à la valeur obtenue en appliquant la première des formules données ci-dessus.

2. Le nid

D'après nos observations, il y a généralement un ou deux nids par terrier, mais leur nombre peut s'élever à cinq. Lorsqu'il y a plusieurs nids, l'un de ceux-ci a souvent un volume et un poids plus grands. Il représente le nid principal et occupe fréquemment, par rapport à l'ensemble du terrier, une position légèrement décentrée. Le nid ne constitue donc pas toujours le centre du terrier d'où rayonnent les galeries. En fait, il ne faut pas oublier que c'est une structure mise en place très tôt, puisque des terriers d'une dizaine de mètres en comportent déjà un. Par la suite, l'animal creuse son réseau davantage en fonction des possibilités offertes par le terrain, comme la nourriture ou la proximité d'autres terriers, que par rapport à l'emplacement du nid, qui, de toute façon, n'est pas fixe et peut être déplacé suivant l'évolution du terrier. Nous avons trouvé, en effet, des cavités avec du vieux matériel, ce qui indiquerait un abandon, et d'autres encore vides, sans doute appelées à être aménagées par la suite.

La cavité du nid a une forme généralement sphérique, parfois elle rappelle plutôt un ellipsoïde. Les valeurs trouvées dans la littérature oscillent entre 9 et 25 cm pour le diamètre (Westermeier 1934; Mehl 1950; Holisova 1956; Bernard et Bollaerts 1960; Hamar et al. 1965; Bollow 1966). Nous avons, pour notre part, considéré les dimensions suivantes: le grand et le petit diamètre D et d, la hauteur h et la profondeur de la cavité ainsi que le poids du matériel accumulé. Le volume a été calculé au moyen de la formule suivante: $V = \frac{\pi . D . d . h}{6}$. Les moyennes et écarts-types de ces différentes grandeurs figurent au Tableau 3. La différence entre les moyennes a été testée au moyen du Test de t de Student lorsque les variances étaient égales et du Test de Cochran dans les cas où cette condition n'était pas remplie.

Les nids principaux ont un volume et un poids significativement plus grand que les nids secondaires. Le rôle de ces derniers n'est pas très clair; dans les terriers avec de jeunes individus, ils pourraient représenter des refuges supplémentaires. Souvent l'un des nids se trouve à une profondeur relativement faible et doit correspondre au nid d'été, celui d'hiver étant généralement situé plus bas. Pour les 14 terriers comportant deux nids et plus, nous avons classé en deux groupes et en fonction de leur profondeur les deux nids les plus volumineux. Dans le premier, nous avons mis les nids superficiels et dans le second ceux de profondeur. Les moyennes respectives sont de 17.8 cm ($s = 13.3$ cm) et de 35.2 cm ($s = 7.0$ cm). La différence est significative ($2\alpha < 0.01$, Test de Wilcoxon). Elle est plus marquée pour les terriers de plaine que pour ceux de montagne.

Quelques corrélations ont été établies, pour les nids principaux uniquement, au moyen du coefficient R de Spearman. La profondeur du nid diminue significativement

Tableau 3

Dimensions et profondeurs des nids

A = nids principaux; B = nids secondaires

		A N=34	B N=24	Seuil statistique
Diamètre	D	$\bar{x}$ = 15.74 cm s = 5.40	12.12 cm 4.18	2 P > 0.01
Diamètre	d	14.38 cm 5.16	11.75 cm 3.02	0.05 > 2P > 0.01
Hauteur	h	14.20 cm 4.42	10.86 cm 3.16	2P > 0.01
Volume		1.66 dm^3 1.00	1.01 dm^3 1.02	0.05 > 2P > 0.01
Poids		65.50 g 54.69	28.00 g 20.25	2P > 0.01
Profondeur		28.70 cm 11.67	22.50 cm 13.51	2P > 0.05

avec l'altitude (0.05 > 2P > 0.01) et son volume augmente avec la profondeur (2P < 0.01). En d'autres termes, les nids de plaine sont à la fois plus volumineux et situés à une plus grande profondeur qu'en altitude. Au-dessous de 900 m, la profondeur moyenne des nids est de 33.8 cm (14—55 cm) et de 22.9 cm (10—35 cm) au-dessus. D'autre part, en automne-hiver, leur poids moyen est de 91.1 g et de 33.1 g au printemps-été. Ces différences sont significatives (2P = 0.01 et 2P < 0.01, Test de Wilcoxon) et peuvent être mises en relation avec l'adaptation au climat évoquée à propos du réseau profond.

Nous avons essayé, sur la base des nids observés, de dresser à la Figure 8 un schéma d'évolution du nid. Le stade A_1 résulte d'une excavation latérale se terminant en cul-de-sac, alors que le stade B_1 découle de l'élargissement d'une galerie qui traverse le nid de part en part. L'évolution se poursuit par l'adjonction de nouvelles galeries, communiquant directement avec le nid et constituant des entrées et sorties supplémentaires, ou le contournant. La Figure 8 donne les fréquences observées de chaque stade, ceci pour l'ensemble des nids. Ceux à deux entrées sont les plus courants, suivis de ceux à 1, puis à 3 entrées. Un nombre de 4 entrées est plutôt exceptionnel. Si l'on ne prend en considération que les nids principaux, la répartition reste très voisine.

Nous ignorons ce qui incite les campagnols à construire un nid d'un type plutôt qu'un autre. Dans les terriers d'une certaine longueur, où le réseau est relativement dense, on trouve plus fréquemment le stade C. Les petits terriers à structure relativement simple contiennent rarement des nids à plus de 2 entrées. Il y a donc un certain parallélisme entre l'évolution du terrier et celle du nid.

3. Les réserves

Dans la colonne M du Tableau 2, nous avons indiqué les terriers dans lesquels des réserves ont été trouvées. En été, celles-ci sont peu fréquentes et d'un volume très



Fig. 8. Schéma de l'évolution du nid fondé principalement sur des stades relevés. Les nombres observés pour chaque stade figurent dans les cercles

faible. Ce n'est qu'à partir de l'automne que les campagnols terrestres accumulent des réserves d'une certaine importance dans leurs terriers. Elles sont déposées dans des galeries normales, quelquefois élargies, se terminant en cul-de-sac, ou dans des cavités de formes diverses, spécialement aménagées à cet effet. Elles sont formées généralement de racines, rhizomes, bulbes, parfois de tiges ou feuilles. Les chambres de réserves sont fréquemment disposées à proximité du nid, leur nombre ainsi que leur volume étant variables. Ces cavités n'ont pas de forme particulière et constante, comme c'est le cas pour le nid et leur volume va de quelques dizaines de cm^3 à environ 3.5 dm^3.

Le tri et la détermination des espèces sont assez difficiles, surtout lorsqu'il n'y a que des racines. Parfois, des fragments de parties aériennes facilitent l'identification. Mais nous avons surtout procédé par comparaison avec des plantes entières prélevées à l'endroit du relevé. Le poids en matière sèche permet de comparer les réserves entre elles. La Figure 9 représente les pourcentages respectifs des espèces les plus communes. En plaine, c'est la dent-de-lion, *Taraxacum officinale,* qui domine nettement, sauf à Gilly, où la luzerne, *Medicago sativa,* et la bourse-à-pasteur, *Capsella Bursa-pastoris,* sont également bien représentées. Les pourcentages des Graminées, spécialement *Dactylis glomerata* et *Agropyron repens,* et des Ombellifères *Heracleum sphondylium* et *Daucus carota* sont plus faibles. En montagne, c'est *Crocus albiflorus* qui domine. A St-George, 5 espèces sont rencontrées dans des proportions très

voisines, ainsi que l'indique la Figure 9. Au total, ce ne sont pas moins de 30 espèces différentes que nous avons pu déterminer avec certitude. En plus de celles déjà citées, nous mentionnerons: *Rumex acetosa, Convolvulus arvensis, Sanguisorba minor, Potentilla erecta, Leontodon hispidus* et *Euphorbia cyparissias.* A Cortaillod, nous avons trouvé des fruits secs et des noyaux de *Prunus domestica.*

Plusieurs auteurs, entre autres Löschnig et Schechner (1911), Dyckerhoff (1925), Lindenberg (1925), Westermeier (1934), Eder (1948), Mehl (1939), Liebert (1941), Gaudchau (1955), Holisova (1956), Bernard et Bollaerts (1960), Hamar et Marin (1962), Charles (1972), donnent des indications au sujet du poids des réserves et des espèces qu'on y trouve. Ce sont souvent des plantes cultivées, comme la carotte, la pomme de terre, le trèfle, plus rarement les céréales, la vigne, le houblon, à côté desquelles figurent également des espèces que nous avons citées ci-dessus. Les données concernant le poids varient énormément et vont de quelques dizaines de g à plusieurs kg. Toutefois, aucun auteur ne précise s'il s'agit du poids de matière fraîche ou de matière sèche, ce qui rend difficile une comparaison avec nos résultats.

L'analyse des réserves nous fournit des indications sur le régime alimentaire du campagnol terrestre et nous permet de déceler certaines préférences. La comparaison entre les espèces trouvées dans les réserves et la végétation aux alentours du terrier, nous montre que les individus ne sont pas très gourmands, comme le souligne Gaudchau (1955), et se nourrissent de presque toutes les plantes à racines, bulbes ou rhizomes d'une certaine importance. Lorsqu'ils ont le choix entre deux espèces, il arrive qu'ils en préfèrent une (Giege 1965). *Taraxacum officinale* et *Crocus albiflorus* sont sans doute recherchés tout spécialement, mais la dominance de ces deux espèces dans les réserves peut aussi s'expliquer par l'absence d'autres végétaux aussi attractifs. Ce point de vue est confirmé dans le cas de St-George, où le choix entre

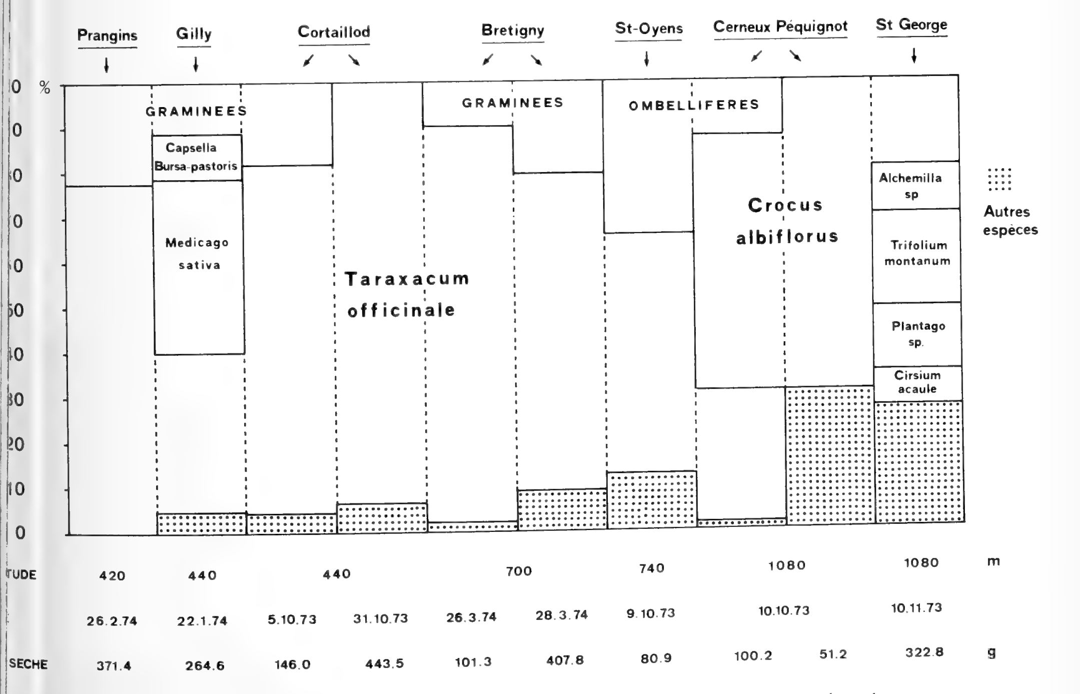


Fig. 9. Pourcentages respectifs des plantes les plus communes trouvées dans les réserves

plusieurs végétaux présentant de bonnes racines existe, et où aucune espèce ne domine nettement dans les réserves.

4. Occupation des terriers

Eder (1948) prétend qu'en faible densité de population, un terrier n'est habité que par un adulte seul. Pour Mehl (1950), Gaudchau (1953), Klemm (1958) et Mesch (1969), les individus vivent généralement seuls, sauf les femelles et leurs jeunes et, quelquefois, des frères et soeurs pendant un court laps de temps, les adultes n'étant ensemble que pour l'accouplement. Les terriers étudiés par Dyckerhoff (1925) et Holisova (1956) n'étaient occupés que par un individu. Löschnig et Schechner (1911) admettent cependant que les campagnols terrestres vivent en couples, ce que Lindenberg (1925) et Giban (1954) confirment. Le Tableau 4 résume les différents types d'occupation que nous avons trouvés. Dans la majorité des cas, le terrier est habité par un couple d'adultes, accompagné ou non de jeunes ou de subadultes. Les femelles avec jeunes ou subadultes forment un deuxième groupe important, alors que les individus seuls se rencontrent plus rarement.

Tableau 4

Nombres des différents types d'occupation des terriers

		seul(e)s	+ subadultes	+ jeunes	+ jeunes + subadultes	
adultes	♂ + ♀	10 (5)	3 (1)	4 (1)	1	18 (7)
	♀	2 (1)	3	2	2	9 (1)
	♂	3	1	0	0	4
subadultes	♂ + ♀	3				3
	♀(♀)	2				2
						36

Entre ( ) = femelles portantes

L'émancipation des subadultes n'intervient pas forcément au moment de la mise bas d'une nouvelle portée, comme le pense Gaudchau (1955). Ce fait est démontré par la présence simultanée de jeunes et de subadultes âgés d'environ un mois dans le même terrier. La cohabitation de subadultes de plus d'un mois et d'un couple se rencontre, mais nous n'avons jamais trouvé plus de deux adultes du même sexe ensemble, ce qui toutefois n'exclut pas un tel cas.

Nous avons classé les terriers de trois manières différentes, soit en fonction du type d'occupation, en commençant par les terriers occupés par un subadulte seul, pour terminer par ceux avec un couple, des subadultes et des jeunes, puis du nombre

total des occupants et, enfin, de la somme de leurs âges. Les corrélations (R de Spearman) entre la longueur et les classements ci-dessus sont significatives ($2P < 0.01$), sauf en ce qui concerne le nombre total d'individus. Ainsi, le terrier d'un couple de subadultes, par exemple, est plus court que celui d'un couple d'adultes accompagnés de subadultes ou de jeunes. En comparant les terriers d'individus isolés, mâles ou femelles à ceux des couples, nous constatons que les premiers, d'une longueur moyenne $\bar{x} = 29.7$ m (4.8 — 73.0), sont significativement plus courts ($2\,\alpha = 0.05$, Test de Wilcoxon) que les seconds, $\bar{x} = 68.4$ m (11.9 — 199.3). Rappelons que la longueur dépend aussi de la saison, influence que nous avons mise en évidence ci-dessus.

5. Conclusions

Le présent travail aura permis de préciser quelques aspects concernant le terrier de la forme fouisseuse du campagnol terrestre. Jusqu'à ce jour, peu d'études systématiques dans ce domaine avaient été faites. De plus, l'existence de deux formes principales chez *Arvicola terrestris* (L.) ne simplifie pas les choses et explique peut-être les grandes divergences rencontrées dans la littérature concernant la biologie et l'écologie de cette espèce.

La structure du terrier de la sous-espèce fouisseuse *A. t. scherman* Shaw dépend de l'altitude, à laquelle correspondent. dans une certaine mesure, un climat, une structure du sol une végétation déterminés. L'interdépendance de ces dfférents facteurs est évidente, mais le rôle que joue chacun d'eux n'est pas toujours facile à préciser.

En plaine, il est possible de distinguer deux réseaux de galeries, l'un superficiel, l'autre plus court, situé en profondeur. Ce dernier contient souvent un nid relativement volumineux et doit permettre aux individus de se protéger du froid pendant la mauvaise saison. En montagne, la couche de neige offre une protection aux campagnols et les dispense de creuser un réseau profond. Cette adaptation aux conditions climatiques est intéressante et mériterait d'être étudiée de façon plus approfondie.

L'influence de l'altitude apparaît également dans la nature des réserves où deux espèces végétales dominent nettement: *Crocus albiflorus* que l'on rencontre avant tout aux étages montagnard et subalpin, et *Taraxacum officinale*, plus fréquent à l'étage des collines, mais montant jusqu'à l'étage montagnard. Le campagnol terrestre n'étant pas très spécialisé dans sa recherche de nourriture, il a la faculté de s'adapter à un changement des ressources alimentaires.

L'influence de la saison sur la longueur du terrier se traduit par un réseau généralement plus court en été qu'en hiver. Cette différence peut s'expliquer d'une part par une recherche plus intensive de nourriture à partir de l'automne en vue d'amasser des réserves et par une diminution des ressources alimentaires par unité de surface en hiver. Mais, l'accroissement de longueur correspond-il à une augmentation réelle du domaine vital? Il est possible que certaines galeries soient abandonnées après la consommation des végétaux. Peut-être que le terrier est parcouru dans son ensemble, mais pas de façon régulière, ce qui nous conduirait à admettre un domaine vital instantané, de dimensions plus réduites. D'autre part, en été, nous avons très souvent affaire à de jeunes individus qui s'installent et qui construisent de nouveaux terriers, agrandissant progressivement leurs réseaux. Comme l'intensité de la reproduction diminue en général en hiver, le nombre d'individus créant de nouveaux foyers est très faible, ceci explique que nous ayons surtout rencontré de grands terriers en hiver, proches de leur plus grande longueur et n'abritant que des adultes, voire quelques subadultes.

L'évolution générale d'un terrier est évidemment fonction de sa longueur, mais la complexité du réseau de galeries dépend de la densité de population des campagnols. Dans les conditions où celle-ci est très élevée, il est probable qu'on arrive à des structures à trois dimensions bien plus développées que celles que nous avons trouvées. A un moment donné, la densité générale de galeries doit atteindre une valeur limite qui n'est certainement pas sans influence sur le comportement des animaux et sur l'effondrement des populations faisant suite à une pullulation.

Nous ne savons pas ce que représentent les surfaces occupées par les terriers, estimées au moyen de la méthode du polygone circonscrit ou de celle de l'ellipse, par rapport au domaine vital. Nous avons admis que ce dernier pouvait être assimilé au réseau de galeries, ce qui n'est pas encore prouvé. Cependant, des observations faites lors de piégeages tendraient à confirmer cette hypothèse. Nous ignorons également dans quelle mesure les domaines vitaux de chaque habitant d'un même terrier se recouvrent. L'étude du comportement individuel des campagnols, la mesure de leur activité et l'enregistrement de leurs déplacements permettront de résoudre les problèmes que nous venons d'évoquer.

Le rôle du nombre de nids reste à préciser. Certains indices montrent qu'il existe une relation avec la présence de jeunes individus dans le terrier. Mais le nombre de terriers comprenant plusieurs nids est trop faible pour éclaircir ce problème.

Les données de la littérature concernant l'occupation des terriers diffèrent suivant les auteurs. Certains d'entre eux généralisent sans doute un état de fait valable uniquement pour l'une des deux formes, ce qui expliquerait les divergences rencontrées. Chez la forme aquatique, les individus vivent seuls (Panteleyev 1968), alors que chez la forme fouisseuse que nous avons étudiée, nous trouvons plus fréquemment des couples, quelle que soit la saison.

Résumé

36 terriers de la forme fouisseuse du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, ont été étudiés dans trois régions de Suisse: Jura, Plateau et Alpes. Leur longueur moyenne est de 40.2 m (4.8 — 199.3 m) et dépend de la saison ainsi que du type d'occupation; elle vaut en moyenne 34 m en été et 70 m en hiver. Un réseau profond situé entre 30 et 60 cm existe généralement en plaine, mais fait défaut en montagne; il est plus développé en hiver et représente une adaptation au climat. La surface occupée par un terrier a été calculée au moyen de la méthode du polygone circonscrit et de celle de l'ellipse; les moyennes sont respectivement de 76.9 m^2 et 55.0 m^2 et les valeurs correspondantes pour la densité de galeries sont de 0.88 et 1.99 m/m^2. Les taupinières sont généralement disposées latéralement à la galerie principale. La structure des réseaux de galeries évolue en fonction de la densité de population: lorsque celle-ci est faible, le terrier est longiligne et il est plus ramassé lorsqu'elle est forte, sans que la longueur diminue. Un terrier contient le plus souvent 1 ou 2 nids, rarement davantage. Le nid principal a un volume moyen de 1.66 dm^3. Le nid d'hiver est plus profond que le nid d'été. Le nombre de communications entre le nid et le réseau de galeries varie de 1 à 4. Les réserves se rencontrent en automne et en hiver; deux espèces végétales dominent: *Taraxacum officinale* en plaine et *Crocus albiflorus* en montagne. La plupart des terriers sont occupés par des couples avec ou sans descendance ou alors par des femelles accompagnées de jeunes ou subadultes.

Summary

The burrow system of the fossorial form of the Water Vole, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia)

36 burrow systems of the fossorial form of the Water Vole, *Arvicola terrestris scherman* Shaw have been studied in three regions of Switzerland: Jura, Plateau and Alps. Their average length is 40.2 m (4.8 — 199.3 m) and is depending on the season and on the type of occupation; it averages 34 m in summer and 70 m in winter. A deep network placed between 30 and 60 cm is generally existing in lowlands, but is missing in mountains; it is

more developed during winter time and represents a climatic adaptation. The occupied surface of a burrow has been determined with the circumscribed polygone method and with the ellipse one; the averages are respectively 76.9 m² and 55.0 m² and the corresponding values for the gallery densities are 0.88 and 1.99 m/m². The hillocks are generally settled laterally to the main gallery. The structure of the systems is evolving regarding to the population density, when it is low, the burrow is longiline, and more gathered when it is high, without any length diminution. A burrow has often 1 or 2 nests, rarely more. The main nest volume averages 1.66 dm³. The winter nest lies at a greater depth than the summer nest. The number of nest issues varies from 1 to 4. The food stores appear in autumn and winter; two plant species are prevailing: *Taraxacum officinale* in lowlands and *Crocus albiflorus* in mountains. Most of the burrows are inhabited by pairs with or without offspring, or by females with youngs or subadults.

Zusammenfassung

Der Bau der Schermaus, Arvicola terrestris scherman Shaw (Mammalia, Rodentia)

36 Baue der Schermaus, *Arvicola terrestris scherman* Shaw, sind in drei Gegenden der Schweiz untersucht worden: Jura, Mittelland und Alpen. Ihre durchschnittliche Länge beträgt 40,2 m (4,8—199,3 m) und hängt sowohl von der Jahreszeit als von der Art der Besetzung ab; sie mißt durchschnittlich 34 m im Sommer und 70 m im Winter. Ein Tiefgangsystem, das zwischen 30 und 60 cm liegt, ist in der Ebene meist vorhanden, fehlt aber im Gebirge, es ist im Winter ausgedehnter als im Sommer und stellt eine klimatische Anpassung dar. Die von einem Bau eingenommene Fläche ist mittels der Methode des umschriebenen Vielecks und der Ellipse berechnet worden; die Mittelwerte sind 76,9 m² und 55,0 m² und die entsprechenden Werte für die Gangdichte sind 0,88 und 1,99 m/m². Die Erdhaufen werden meistens seitlich des Hauptganges angelegt. Die Struktur der Gangsysteme entwickelt sich in Abhängigkeit der Populationsdichte: wenn diese schwach ist, ist der Bau langgezogen, wenn sie stark ist, ist er gedrungen, ohne daß seine Länge abnimmt. In einem Bau befinden sich meistens ein oder zwei Nester, selten mehr. Das Hauptnest hat einen mittleren Inhalt von 1,66 dm³. Das Winternest liegt tiefer als das Sommernest. Die Zahl der Verbindungen zwischen Nest und Gangsystem liegt zwischen 1 und 4. Man findet Vorratskammern im Herbst und Winter; zwei Pflanzenarten herrschen vor: *Taraxacum officinale* in der Ebene und *Crocus albiflorus* im Gebirge. Die meisten Baue sind von Paaren mit oder ohne Nachkommenschaft oder dann von Weibchen mit Jungen oder Subadulten bewohnt.

Bibliographie

Airoldi, J. P.; Meylan, A. (1974): Bibliographie du genre *Arvicola* Lacépède, travaux publiés en Europe (à l'exclusion de la Russie) de 1900 à 1972. EPPO Public. Ser. B. No **78**, 1—42.

Bernard, J.; Bollaerts, D. (1960): La complexité du réseau de galeries du campagnol terrestre: *Arvicola terrestris* L. subsp. Rev. Agr., Brux. **13**, 220—226.

Bollow, H. (1966): Die Wühl- oder Schermaus, Lebensweise und Bekämpfung. München: Obst- u. Gartenbauverlag.

Charles, J. P. (1972): Folgen eines Massenauftretens von Ostschermäusen (*Arvicola terrestris* L.). Bayer. landw. Jb. **49**, 975—978.

Documenta Geigy (1963): Tables scientifiques. 6e éd. Bâle.

Dyckerhoff, F. (1925): Untersuchungen über den Winterbau der Wühlmaus. Nachr. landw. Abt. Farbenfabr. Friedr. Bayer **4**, 128—132.

Eder, J. (1948): Die Wühlmaus und ihre Bekämpfung. Wien: Flora-Bücherei.

Gaudchau, M. D. (1953): Die Wühlmaus. — Lebensweise und Bekämpfung eines Großschädlings im Gartenbau. Kosmos, Stuttgart, **49**, 539—541.

— (1955): Die Wühlmaus, ein Großschädling ersten Ranges. Obstbau, Stuttgart, **10/11**, 1—8.

Giban, J. (1954): Le campagnol terrestre et le campagnol souterrain. Deux ravageurs des vergers. Arboric. fruit. **6/7**, 9—12.

Giege, B. (1965): Undersökningar över sorkars skadegörelse inom jordbruk, trädgardsodling och skogsbruk. Zool. Revy **27**, 8—14.

Grémy, F.; Salmon, D. (1969): Bases statistiques pour la recherche médicale et biologique. Paris: Dunod.

Hamar, M.; Marin, D. (1962): Zur Biologie von *Arvicola terrestris scherman* Shaw 1801 in Rumänien. Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa **3**, 401—421.

HAMAR, M.; TUTA, A.; PERJU, T. (1965): Contributions to the knowledge of Water Vole Arvicola terrestris L.) biology and control in Romania. Anal. Inst. Cerc. agron. (Sect. Prot. Plant.) **3**, 337—351.
HOLISOVA, V. (1956): Beitrag zur Bionomie der Wühlmaus *(Arvicola terrestris)* (L. 1758). Zool. Listy **5**, 315—324.
KLEMM, M. (1958): Mammalia, Säugetiere. In: Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Bd. V., 5. Aufl., 5. Liefg., Berlin und Hamburg: Paul Parey. 268—275.
LIEBERT, W. (1941): Wühlratten als Sammler von Windenwurzeln. Aus d. Heimat, Stuttgart, **54**, 174.
LINDENBERG (1925): Einiges über die Wühlmaus. Kranke Pfl. **2**, 194—195.
LÖSCHNIG, J.; SCHECHNER, K. (1911): Die Wühlmaus: ihre Lebensweise und Bekämpfung. Herausgeg. v. Landesobstbauverein Niederösterreich, Wien (W. FRICK).
MEHL, S. (1939): Die Wühlmaus. Prakt. Bl. PflBau PflSchutz **17**, 27—51.
— (1950): Die Wühlmaus *(Arvicola terrestris* Linné = *A. amphibius* Linné). Flugbl. **C2**, biol. Bundesanst. Braunschweig.
MESCH, H. (1969): Die Große Wühlmaus und Möglichkeiten zu ihrer Bekämpfung. Obstbau, Berlin, **9**, 168—173.
MEYLAN, A. (1965): Les terriers de trois espèces de petits mammifères. Agric. romande, Sér. A, **4**, 48.
MEYLAN, A.; MOREL, J.; PRAZ, J. C. (1971): Le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), en Valais. (Mammalia, Rodentia). Bull. Murithienne **88**, 69—82.
MOREL, J. (1976): sous presse.
MOREL, J.; MEYLAN, A. (1970): Une pulluation de campagnols terrestres *(Arvicola terrestris* [L.]) (Mammalia, Rodentia). Rev. suisse Zool. **77**, 705—712.
PANTELEYEV, P. A. (1968): Population Ecology of Water Vole and measures of control. Akademia Nauk SSSR, Moskva. (Russ.).
VAGT, W. (1960): Ganguntersuchungen als Voraussetzung für eine sichere Bekämpfung der *Arvicola terrestris* L. Verh. IV. Int. PflSchutz-Kongr. Hamburg 1957, **2**, 1367—1370.
WESTERMEIER (1934): Starkes Auftreten der Wühlmaus und deren Bekämpfung. Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz **44**, 556—558.

Adresse de l'auteur: J.-P. AIROLDI, Service de Zoologie des Vertébrés, Station fédérale de Recherches agronomiques de Changins, CH — 1260 Nyon

Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae)[1]

Von R. LÖHMER

Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover
(Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs)

Eingang des Ms. 10. 3. 1975

Einleitung

Verhaltensontogenetische Untersuchungen sind bisher nur an wenigen Vertretern der Procyoniden durchgeführt worden (EWER 1973). Beobachtungen zum Katzenfrett *(Bassariscus* Coues, 1887) liegen von RICHARDSON (1942) und TAYLOR (1954) vor.

[1] Vortrag auf der 48. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 25. 9. 1974 in Antwerpen (erweiterte Fassung).

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 42—58

ISSN 0044—3468 ASTM-Coden ZSAEA 7

Die postnatale Entwicklung junger Wickelbären *(Potos* Cuvier und Geoffroy, 1795) haben vor allem Poglayen-Neuwall (1962) und Clift (1967) untersucht. Das Verhalten der Nasenbären *(Nasua* Storr, 1780) ist seit der ausführlichen Freilandstudie von Kaufmann (1962) bekannt und in jüngerer Zeit durch Angaben von Smythe (1970) ergänzt worden. Beide Autoren haben jedoch im wesentlichen die Verhaltensontogenese junger Nasenbären im Anschluß an die Nestlingszeit berücksichtigt. Als Jagdbeute, Haus- und Pelztier, aber auch als Versuchstier hat der populärste Neuwelt-Kleinbär, der nordamerikanische Waschbär *(Procyon lotor),* in der Vergangenheit eine wechselhafte Bedeutung gehabt. In zahlreichen ökologischen, wildbiologischen und auch populärwissenschaftlichen Veröffentlichungen sind umfassende Hinweise zur Biologie des Waschbären enthalten. In bezug auf die Jugendentwicklung überwiegen morphologische Angaben, die vor allem für Züchter und Wildbiologen von Interesse sind (Allner 1939; Bode 1934; Czeike 1928; Goldman 1950; Grau et al. 1970; Kampmann 1972; Kühtz 1930; Llewellyn 1954; North 1968; Mech et al. 1968; Montgomery 1964; Pope 1944; Röhrs 1933, 1934; Sanderson 1950; Schneider et al. 1966; Stuewer 1943; Whitney und Underwood 1952). Verhaltensontogenetische Untersuchungen sind von Hamilton (1936); Lyall-Watson (1963) und Montgomery (1969) durchgeführt worden.

Unbefriedigend sind die Kenntnisse zum Verhalten der übrigen Neuwelt-Kleinbären. So liegen vom Bergnasenbär *(Nasuella* Hollister, 1915) keine, vom Makibären *(Bassaricyon* Allen, 1876) nur wenige Beobachtungen zur Verhaltensentwicklung vor (Poglayen-Neuwall 1965). Vom südamerikanischen Krabbenwaschbären *(Procyon cancrivorus)* ist, von einigen Angaben zur Biologie und Systematik abgesehen (Cabrera 1957; Böker 1932; Goldmann 1950; Sanderson 1949), wenig bekannt. Im Rahmen einer vergleichenden ethologischen und sinnesphysiologischen Untersuchung an Waschbären und Krabbenwaschbären (Löhmer 1975) wurde u. a. die postnatale Entwicklung junger Krabbenwaschbären verfolgt, die Gegenstand des vorliegenden Berichtes ist.

Material und Methode

Vom Rotterdamer Zoo (Holland) wurden 1965 2,1 Krabbenwaschbären angekauft, die als Jungtiere von Surinam nach Holland gebracht worden waren (van Bemmel mdl.). Nach Cabrera (1957) sind diese Krabbenwaschbären der Unterart *Procyon cancrivorus cancrivorus* zuzuordnen. Die vorliegenden ontogenetischen Untersuchungen beruhen auf Beobachtungen, die in den Jahren 1968—1974 an den drei Rotterdamer Tieren und ihren Nachkommen gesammelt wurden. Insgesamt erfolgten in diesem Zeitraum 29 Würfe (Abb. 1).

Die trächtigen Muttertiere wurden in der Regel vier Wochen vor dem errechneten Wurftermin in Einzelkäfige gesetzt, um sie besser versorgen zu können und eine ungestörte Jungenaufzucht zu gewährleisten. Die Verhaltensentwicklung konnte nicht an allen Würfen verfolgt werden, da einige Muttertiere sehr unverträglich und störungsempfindlich waren. 1972 und 1973 sind in Hinblick auf die ontogenetischen Untersuchungen am Hirn (Kruska 1975) die Mehrzahl der jungen Krabbenwaschbären innerhalb der ersten drei Lebensmonate getötet worden, so daß in diesen Jahren eine lückenlose Kontrolle der postnatalen Entwicklung ebenfalls nicht möglich war. Die vorliegenden Ergebnisse beruhen im wesentlichen auf Beobachtungen an drei Würfen vertrauter Muttertiere, die in besonders eingerichteten Wurfkäfigen (200×120×200 cm) gehalten wurden. Die durch je eine Lampe (à 15 Watt) erleuchteten Wurfkisten (70×70×50 cm) waren so an einer Käfigwand angebracht, daß die Mutterfamilien von außen ungestört durch eine Luke beobachtet werden konnten. Die Verhaltensentwicklung der Jungen und die Aufzuchthandlungen der Muttertiere wurden täglich ausführlich protokolliert und durch Fotos und Tonbandaufnahmen belegt. Diese Aufzeichnungen wurden durch weniger regelmäßige Kontrollen der übrigen Würfe ergänzt, so daß ein umfassender Überblick über die Verhaltensontogenese der surinamesischen Krabbenwaschbären erstellt werden konnte.

Im Hinblick auf die Vergleichbarkeit der Verhaltens- und Hirnentwicklung (Kruska 1975) werden in dieser Arbeit vornehmlich Beobachtungen aus den ersten drei Lebensmonaten

berücksichtigt. Zum Verständnis der Darstellung ist anzumerken, daß jeweils das erste Auftreten einer Verhaltensweise erwähnt wird. Weiterhin ist die Entwicklung bis zum ausgereiften Zustand und der Zeitpunkt festgehalten worden, an dem infantile Verhaltensweisen letztmalig beobachtet worden sind. Bei diesen Angaben handelt es sich um Annäherungswerte, da die Jungtiere aufgrund der spezifischen Pflegehaltung der Mutter in den ersten vier Wochen nach der Geburt nicht immer deutlich zu beobachten waren.

Ergebnisse

Bemerkungen zur Fortpflanzungsbiologie

Ranzzeit und Paarungsverhalten

Von Waschbären, Katzenfrett und Nasenbären sind feste Ranzzeiten bekannt (Goldman 1950; Kaufmann 1962; Richardson 1942; Taylor 1954; Whitney und Underwood 1952 u. a.). Wickelbären scheinen sich hingegen ganzjährig fortzupflanzen (Poglayen-Neuwall 1962). Sanderson (1949) berichtet, daß junge Krabbenwaschbären in Surinam von Februar bis Juni zum Kauf angeboten werden. Danach ist anzunehmen, daß *P. c. cancrivorus* in freier Wildbahn eine begrenzte Paarungszeit von September bis November hat. In Gefangenschaft waren die Krabbenwaschbären im Spätwinter sexuell aktiv. Sie hatten sich dem mitteleuropäischen Klima- und Helldunkelwechsel angepaßt. Offenbar ist die Tageslänge, wie bei den Waschbären, ein entscheidender Zeitgeber für den Beginn und Verlauf der Ranz (Bissonnette und Csech 1939). Im Zoo Wassenaar (Holland) haben surinamesische Krabbenwaschbären sowohl im Herbst als auch im Spätwinter geranzt.

Abb. 1. Wurfdaten von *P. c. cancrivorus* in Gefangenschaft (Erläuterungen der Symbole im Text)

Die Ranz kann anhand des Verhaltens in zwei Phasen unterschiedlicher sexueller Aktivität untergliedert werden. Die Vorranz zieht sich über mehrere Wochen hin. Sie ist vor allem durch die verstärkte motorische Aktivität der männlichen Tiere gekennzeichnet, die in spielerischen und aggressiven Auseinandersetzungen innerhalb einer Käfiggemeinschaft zum Ausdruck kommt (LÖHMER 1973). Die ♂♂ interessieren sich zunehmend für die weiblichen Tiere, die in der Vorranz keine geschlechtlichen Verhaltensweisen zeigen und sich gegen die Aufdringlichkeiten energisch zur Wehr setzen. Die ♀♀ werden erst gegen Ende der Vorranz sexuell aktiv. Sie wehren sich nicht länger gegen Aufreitversuche, sondern fordern ihrerseits zur Paarung auf. Zu eigentlichen Begattungen kommt es vor allem in der Hochranz. In dieser zwei bis vier Tage andauernden Phase sind zahlreiche Kopulationen zu beobachten, die tagsüber und auch nachts erfolgen. Eine einzelne Begattung kann sich bis zu zwei Stunden hinziehen. Die Hochranzverhaltensweisen werden seitens der weiblichen Tiere abrupt abgebrochen. Sie sind von einem Tag auf den anderen sexuell inaktiv und werden von den ♂♂ dann nicht mehr beachtet.

Individuelle Unterschiede hinsichtlich der Östrus-Cyclen bewirken, daß nicht alle ♀♀ zur gleichen Zeit dieselbe geschlechtliche Erregung erreichen. Alte Tiere ovulieren in der Regel früher im Jahr als jüngere. *P. c. cancrivorus* verhält sich wie *P. lotor* polyöstrisch (WHITNEY und UNDERWOOD 1952). Die Pausen zwischen zwei Östren dauern vier bis sechs Wochen. In Gefangenschaft kann es auch außerhalb der eigentlichen Fortpflanzungszeit zu erfolgreichen Begattungen kommen, wie aus den jahreszeitlich späten Würfen hervorgeht (Abb. 1). Weiterhin können Zweitwürfe auftreten, wenn die Jungen des ersten Wurfes verlorengegangen sind oder wie 1972 und 1973 frühzeitig den Muttertieren fortgenommen werden. Die im Verlauf der Untersuchungen erfolgten Zweitwürfe sind in Abb. 1 durch offene Kreise gekennzeichnet.

Tragzeit und Wurfgröße

Der Zeitpunkt der Befruchtung ist bei *P. c. cancrivorus* nicht exakt zu bestimmen, da es in der Hochranz über mehrere Tage hinweg zu zahlreichen Kopulationen kommt. Wenn der 2. Tag nach Beginn der Hochranz als Befruchtungstermin angenommen wird, so ergibt sich eine Tragdauer von 63 bis 68 Tagen. Im Durchschnitt waren es 64 Tage. Die Krabbenwaschbären haben maximal 4 Junge geworfen. Bei den 29 Würfen von 1968 bis 1974 waren es im Mittel 2,8 Junge pro Wurf. Im Zoo Wassenaar sind bis zu 8 Junge von einem Muttertier geboren worden.

Die Jungen kommen blind zur Welt. Sie wiegen zwischen 60 und 70 g. Der Rükken, die Flanken und der Schwanz sind mit feinen Haaren besetzt, der Bauch ist unbehaart (Abb. 2a). Die Gesichtszeichnung und die Schwanzringelung sind von Geburt an schwach ausgebildet.

Verhaltensentwicklung

Lokomotion

In den ersten vier Wochen verfügen junge Krabbenwaschbären ausschließlich über infantile Lokomotionsformen. In Bauchlage kriechen sie mit leicht erhobenem Kopf und seitlich abgespreizten Vorderextremitäten voran (Abb. 2a). Die Vorderbeine werden alternierend, die Hinterbeine unkoordiniert bewegt. In den ersten 14 Tagen nach der Geburt kriechen die Jungen vorwiegend halbkreisförmig orientiert am Wurfplatz umher (Kreiskriechen). Der Kopf pendelt dabei in seitliche Richtungen (Suchpendeln). Auf dem Rücken liegende Jungtiere können sich von Anfang an selbständig



Abb. 2. Schlaf- und Ruhestellungen junger Krabbenwaschbären. a = 1 Tag alt; b = 39 Tage alt

in die Bauchlage zurückbringen. Nach etwa 12 Tagen ist zu erkennen, daß die später funktionstüchtig werdenden Hinterextremitäten allmählich effektiv an der Fortbewegung beteiligt sind. Von diesem Zeitpunkt an wird auch das reine Kreissuchen mehr und mehr von gradlinigeren Ortsbewegungen abgelöst (Geradeauskriechen).

Von Geburt an können sich die Jungen vor allem mit Hilfe ihrer gut ausgebildeten Krallen längere Zeit an Gegenständen festhalten, an denen sie abgesetzt werden. Sie umklammern zunächst mit allen Extremitäten die Unterlage. Die Kraft der Hinterbeine erlahmt nach wenigen Sekunden, so daß sie sich nur noch mit den Vorderbeinen festhalten (Abb. 3a, b). Das Klammern funktioniert ähnlich automatisch wie der Handgreifreflex des Menschensäuglings und entspricht in seiner biologischen Bedeutung dem Klammerreflex junger Eichhörnchen (Eibl-Eibesfeldt 1958, 1967). Diese Bewegung bleibt bei *P. c. cancrivorus* in den ersten zwei Lebenswochen voll wirksam. An schrägen oder horizontalen Gegenständen abgesetzte Jungtiere halten sich nicht nur fest, sondern versuchen bereits im Alter von drei Wochen, an der Unterlage entlangzuklettern (Abb. 3a, b). Haben sie den Rand des Hindernisses erreicht, schieben sie sich unter Zuhilfenahme des Kopfes auf eine Unterlage, auf der sie in Bauchlage weiterkriechen können.

Die Kletterfertigkeiten werden frühzeitig vervollkommnet. Zwischen dem 30. und 40. Lebenstag beginnen die Muttertiere damit, ihre Jungen aus der Wurfkiste zu tragen und an beliebigen Plätzen im Käfig abzusetzen. Die lokomotorisch noch stark behinderten Jungtiere werden sich selbst überlassen und erst nach geraumer Zeit in die Hütte zurückgetragen. Auf dieser Entwicklungsstufe klettern die Jungen ausschließlich nach oben. Nach 60 Tagen verlassen sie selbständig die Wurfkiste. Ihre Kletterfertigkeiten sind aufgrund der vorangegangenen Erfahrungen recht gut entwickelt, so daß sie nach kurzer Zeit die Geschicklichkeit adulter Tiere erlangen.

Wesentliche Lokomotionsformen reifen bei *P. c. cancrivorus* zwischen dem 30. und 45. Lebenstag heran. Zunächst können die Jungen stehen (30. Tag) und einige unbeholfene Schritte zurücklegen (35. Tag). Sie ermüden jedoch schnell, so daß das Schiebekriechen nach wie vor die dominierende Fortbewegungsweise bleibt. Erst nach



Abb. 3. Klammer- und Kletterbewegungen junger Krabbenwaschbären. Alter: 17 Tage

50 Tagen bewegen sich die Jungen sicher auf den Beinen (Abb. 6). Sie kriechen nur noch in Gefahrensituationen oder wenn sie z. B. in eine nicht vertraute Umgebung gesetzt werden. In etwas abgewandelter Form ist diese Fortbewegungsweise auch bei erwachsenen Tieren zu beobachten, wenn sie fremde Käfige in der typischen defensiven Orientierungshaltung, dem Schleichen, erkunden (LÖHMER 1973). Als Zeichen der gesteigerten Beweglichkeit tauchen um den 45. Lebenstag herum das Laufen und erste Sprungversuche auf. Die Jungen können dann auch auf beiden Hinterbeinen frei stehen und einige Schritte aufrecht zurücklegen. Die beschriebenen Bewegungsweisen zeigen sie vornehmlich im Spiel mit den Geschwistern (Abb. 6).

Ruhe und Schlaf

Wenige Tage vor Ende der Tragzeit beginnen die Muttertiere, die zum Werfen ausgewählte Kiste zu säubern. Sie scharren und lecken den Boden oder reißen mit den Zähnen Holzspäne ab. Trotz dieses formkonstanten Nestbauverhaltens richten sie kein Nest ein. Holzspäne, Heu, Stroh, Laub oder Papier verwenden sie nicht zum Nestbau. Die Jungen werden vielmehr auf den nackten Hüttenboden abgelegt (Abb. 2). Sie sind in den ersten beiden Wochen nur spärlich behaart. Da kein Nest vorhanden ist, müssen sie in dieser Zeit vor Kälte geschützt werden. Die Muttertiere betreuen intensiv den Wurf und verlassen die Kiste lediglich zur Nahrungsaufnahme, Miktion und Defäkation. Mit gespreizten Hinterextremitäten und vorgebeugtem Körper sitzen sie am Wurfplatz und halten die Jungen im Schoß geborgen (Abb. 4a). Bei kurzfristiger Abwesenheit der Mutter liegen die Jungen in Bauch- oder Seitenlage (Halbmondstellung) am Wurfplatz und halten engen Kontakt zueinander (Abb. 2a).

In den ersten 6 Wochen schlafen die Jungen viel. Sie liegen eng aneinandergeschmiegt in der Hütte (Abb. 2b) und sind lediglich während der Aufzuchthandlungen der Mutter aktiv. Einzeln ruhen oder schlafen sie erstmals im Alter von 46 Tagen. Nach 59 Tagen nahm ein Jungtier die typische Ruhestellung adulter Tiere ein, indem es frontal eingerollt in der Hütte schlief (LÖHMER 1973). Dennoch überwiegen zu diesem Zeitpunkt und auch späterhin gemeinschaftliche Ruhe- und Schlafperioden.

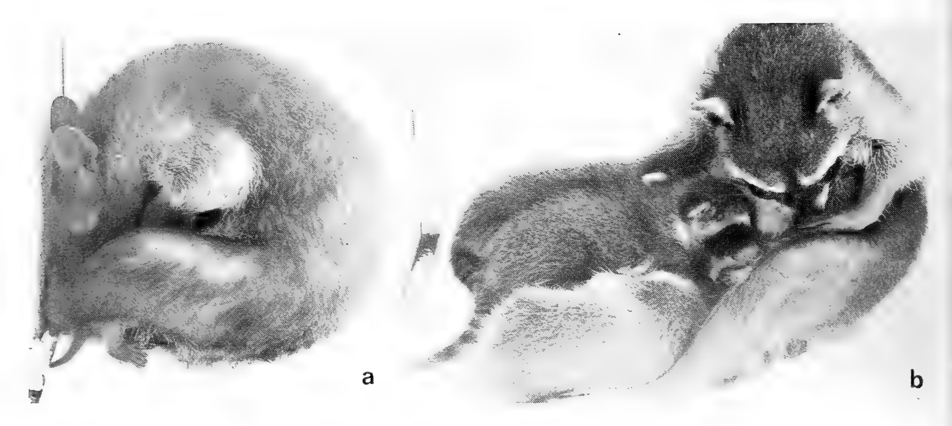


Abb. 4. Saughaltungen bei *P. c. cancrivorus.* a = Junge 12 Tage alt; b = Junge 46 Tage alt

Junge Krabbenwaschbären träumen manchmal im Schlaf. Typische Verhaltensweisen nach dem Erwachen wie Gähnen und Sichrecken tauchen in der 4. und 5. Woche auf. Zunächst gähnen die Jungen (26. Tag), ohne dabei allerdings die Zunge herauszustrecken. Ebenso ist das Sichrecken (31. Tag) in der Anfangsphase noch nicht sehr vollkommen. Beide Verhaltensweisen sind in der 7. Woche nahezu vollständig ausgereift.

Körperpflege

In den ersten vier Wochen nach der Geburt manipulieren die Muttertiere ihre Jungen bei der Körperpflege in beiden Händen und lecken den gesamten Körper (Abb. 5a). Intensiv säubern sie die Körperöffnungen. Mit den Krallen heben sie u. a. die Lippen der Jungen an, um deren Zähne und Kiefer reinigen zu können. In ähnlicher Weise halten sie die Haut am Anus und Genitale auseinander. Sobald das Fell dichter wird, beginnen die Muttertiere mit dem Fellkauen (2. Woche). Die durchgekauten Partien lecken sie anschließend. Zur Harn- und Kotabgabe werden die Jungen durch Bauch- und Analmassage aufgefordert. Die ♀♀ fixieren sie dabei in Rückenlage und lecken in caudaler Richtung über den Bauch oder massieren mit den Fingern die Analregion (Abb. 5a). Mitunter greifen sie sogar mit den Krallen in den After der Jungen, um die Kotabgabe zu beschleunigen. Die Ausscheidungen verzehren sie, solange die Ernährung der Jungen ausschließlich aus Muttermilch besteht (9. Woche).

Als erstes Element der individuellen Körperpflege taucht bei jungen Krabbenwaschbären das Körperschütteln auf (24. Tag). In Bauchlage wird der Kopf und Vorderkörper unbeholfen bewegt. Nach 7 Wochen wird das Körperschütteln im Stehen beherrscht, ohne daß die Jungen dabei das Gleichgewicht verlieren. Erste Kratzbewegungen mit einer Hinterextremität sind im Alter von 25 Tagen im Leerlauf zu beobachten. Am Ende der 7. Woche können die Jungen effektiv Fellpartien am Kopf, Hals, Brust und den Flanken im Stehen oder Sitzen kratzen (Abb. 5b). Das Fellecken entwickelt sich nach 32 Tagen. Anfangs werden vor allem die Vorderextremitäten geleckt. In der 8. Woche entspricht das Fellecken dem Verhalten adulter Tiere und umfaßt alle Körperpartien einschließlich der Genitalpflege. Das Fellkauen mit anschließendem Fellecken reift als letzter Bestandteil der individuellen Körperpflege heran (6. Woche). Obwohl die Jungen nach etwa 8 Wochen alle Elemente der individuellen Körperpflege beherrschen, liegt dennoch bis zum Ende des 3. Monats die eigentliche Körperreinigung bei der Mutter, die die Jungen vor allem im Anschluß an die Nahrungsaufnahme intensiv reinigt.

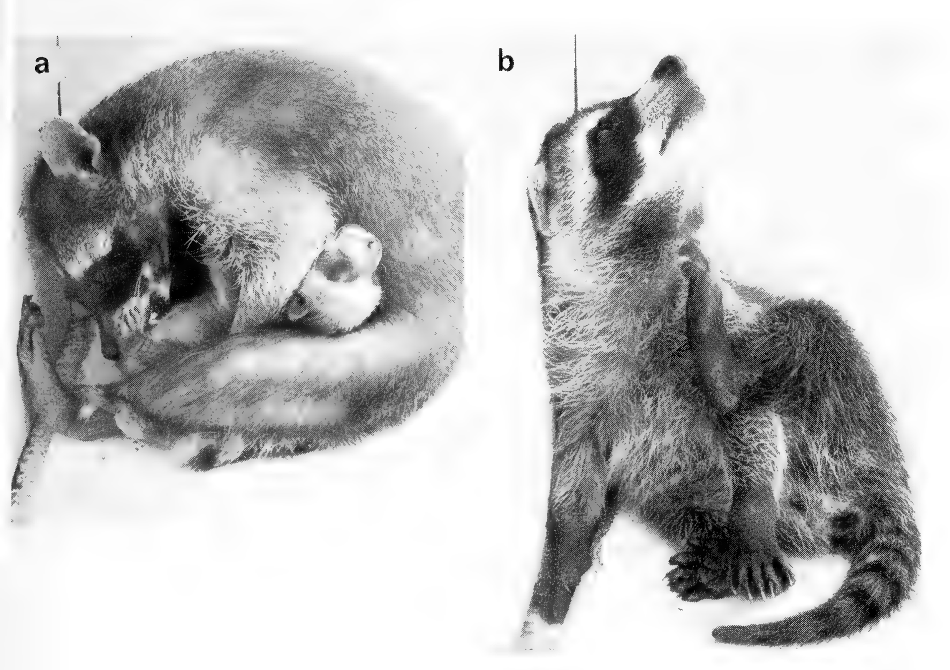


Abb. 5. Körperpflege bei *P. c. cancrivorus.* a = Aufforderung zur Harn- und Kotabgabe durch die Mutter (Alter der Jungen 17 Tage); b = Fellkratzen (Alter: 54 Tage)

Gemeinschaftliche Körperpflege, die bei erwachsenen Krabbenwaschbären einer Käfiggemeinschaft fester Bestandteil des Sozialverhaltens ist (LÖHMER 1973), tritt bei den Jungen in der 8. Woche erstmals in Erscheinung. Sie ist zunächst ausschließlich auf die Mutter-Kind-Beziehung beschränkt. Die Jungen revanchieren sich für Pflegehandlungen, indem sie die Mutter ihrerseits lecken. Gemeinschaftliche Körperpflege unter den Nestgeschwistern ist erst nach 3 Monaten ausgebildet. In diesem Verhalten ist weniger eine Reinigungshandlung zu sehen. Sie ist vielmehr Ausdruck sozialer Zusammengehörigkeit und fördert die Bindungen innerhalb der Mutterfamilie.

Lautäußerungen

Die typische Lautäußerung neugeborener Krabbenwaschbären ist das Quärren, das immer dann zu hören ist, wenn sich die Jungen nicht wohl fühlen. Diese Rufe des Verlassenseins (Weinen) können in unterschiedlicher Intensität bis zum lauten Kreischen gesteigert werden. Sie lösen eine umgehende Reaktion der Mutter aus. In den ersten 14 Tagen ist das Quärren die häufigste Lautäußerung der Jungen. Danach ist es zunehmend seltener und in schwächerer Intensität zu hören und wird allmählich dem Girren (Zirpen), dem typischen Kontaktruf adulter Tiere, immer ähnlicher (5. Woche). Beim Saugen grunzen, schmatzen, stöhnen, seufzen und schnurren die Jungen so laut, daß diese Verhaltensweise etwa von der 3. Woche an erkannt werden kann, ohne daß dafür eine direkte Kontrolle der Mutterfamilie notwendig ist. Das Schnurren, das anfangs sehr hart klingt, später jedoch den Lauten des Wohlbehagens der Feliden ähnlich wird, ist auch bei Handlungen der Körperpflege durch die Mutter zu vernehmen. Die Jungen schnurren, wenn sie im Nacken geleckt werden. Es löst eine typische Reaktion aus, das In-die-Zitzen-Drängen.

In Schrecksituationen quieken die Jungen. Dieser Abwehrlaut ist von Geburt an

zu hören und ähnelt dem Ruf des Meerschweinchens. Nach 8 Tagen ist das kurze Drohfauchen ausgebildet, das ebenfalls zum aggressiven Lautinventar zu zählen ist. Das grollende Drohgrunzen, das in Ernstkämpfen erwachsener Tiere zu vernehmen ist, wird von jungen Krabbenwaschbären nach etwa 60 Tagen ausgestoßen. Es ist ein Zeichen höchster Abwehrbereitschaft.

Entwicklung der Sinne und Raumorientierung

Junge Krabbenwaschbären reagieren vom ersten Lebenstag an positiv auf Wärme. Sie fühlen sich anfangs nur im Schoß der Mutter wohl (Abb. 4a). Aus dem Nest entfernte Jungtiere suchen aktiv nach Wärme, indem sie z. B. aus gut 50 cm Entfernung unter eine Aufzuchtlampe kriechen. Ebenso nehmen sie von Geburt an Erschütterungen an der Wurfkiste wahr, wie dem Verstummen von Lautäußerungen bzw. dem bereits erwähnten Quieken zu entnehmen ist. Weiterhin reagiert *P. c. cancrivorus* empfindlich auf Berührungsreize. Auf die Imitation des Nackenleckens antworten die Jungen in den ersten 14 Tagen sofort mit dem In-die-Zitzen-Drängen. Die Nachahmung der Bauchmassage mit einem Schwamm löst die Kot- und Harnabgabe aus.

Beim Schiebekriechen setzen die Jungen die Hände mit gespreizten Fingern auf. Da Spalten und Unebenheiten im Kistenboden mehrfach hintereinander betastet werden, hat es den Anschein, als ob sich die Jungen mit Hilfe der Handsinnesorgane orientieren können. Sie kriechen nicht über eine Unterlage hinaus, sondern stoppen die Fortbewegung, sobald eine Extremität keinen Kontakt mehr zur Unterlage hat. In der Regel kriechen sie anschließend sofort zurück. Diese Beobachtungen zeigen, daß bei *P. c. cancrivorus* der Tastsinn offenbar von Geburt an funktionstüchtig ist. Ein exakter Nachweis hierfür ist jedoch auf diesem Entwicklungsstadium nur schwer zu erbringen. Immerhin sprechen auch die Untersuchungen zur Hemisphärenentwicklung für diese Annahme (Kruska 1975).

Zu welchem Zeitpunkt der olfaktorische Sinn in Funktion tritt, ist bei jungen Krabbenwaschbären schwer zu bestimmen. Eindeutige Reaktionen auf Gerüche sind am 32. Lebenstag festgestellt worden. Die olfaktorische Kontrolle der Geschwister im Bereich der Anus als weiteres Indiz olfaktorischer Orientierung wurde erstmals am 46. Tag beobachtet. Es ist aber zu vermuten, daß Gerüche schon früher wahrgenommen werden. Die äußeren Gehörgänge öffnen sich zwischen dem 18. und 22. Tag. Erste Reaktionen auf Geräusche erfolgen am 24. Tag. Weitere Anzeichen akustischer Orientierung sind das Ohrenspiel (26. Tag) und die Antwort auf Lautäußerungen (Kontakt- und Warnrufe) der Mutter (4. Woche). Die Augen öffnen sich von proximal zwischen dem 16. und 22. Tag. Die Funktionstüchtigkeit des optischen Sinnes ist jedoch erst nach 35 Tagen sicher nachzuweisen. Von diesem Zeitpunkt an werden optische Reize durch das typische Heben und Senken des Kopfes lokalisiert.

Mit dem Wachsen der körperlichen Geschicklichkeit und der Entwicklung vor allem des akustischen und optischen Sinnes nehmen die Jungen von der 5. Woche an zunehmend Anteil an ihrer Umwelt. Zunächst erkunden sie die Wurfkiste. 20 Tage später interessieren sie sich für Geschehnisse außerhalb der Hütte, indem sie immer häufiger am Einstieg zu beobachten sind. Die Erkundung des Käfigs erfolgt im Alter von 60 Tagen, wenn die Jungen die Hütte erstmals selbständig verlassen. Die Wurfkiste bleibt in der Folgezeit der vertraute Ort. Bei Gefahr oder Warnrufen der Mutter flüchten sie in die Hütte. Bis zum 4. Lebensmonat überwacht die Mutter alle Aktionen der Jungen im Käfig, in dem sie ständigen Sicht- oder Lautkontakt aufrechthält. Erst danach schränkt sie die intensive Betreuung ein. Die Jungen werden zunehmend selbständiger und passen sich in ihrem Verhalten und Aktivitätsmuster mehr und mehr den erwachsenen Tieren an.

Ernährung

In den ersten vier Wochen werden die Jungen von der Mutter in vorgebeugter Sitzhaltung im Schoß geborgen (Abb. 4a). Sie haben permanenten Kontakt zum Gesäuge, so daß feste Saugzeiten nicht zu bestimmen sind. Vielmehr wechseln Saug- und Ruhephasen in unregelmäßiger Folge miteinander ab. Beim Saugen bewegen die Jungen rhythmisch den Unterkiefer und die Zunge gegen die Zitzen. Kopfnicken und Schwanzbewegungen gehören ebenfalls dazu. Die Vorderextremitäten ruhen im Bauchfell der Mutter und werden von Zeit zu Zeit nach vorn gestoßen. Ein koordiniertes Zusammenspiel von Kopf- und Armbewegungen fehlt, so daß im strengen Sinne nicht von einem Milchtritt gesprochen werden kann. Die das Saugen begleitenden Lautäußerungen sind bereits erwähnt worden. Erste Anzeichen der Futteraggressivität sind die Positionskämpfe am Gesäuge, die von der 3. Woche an zu beobachten sind. Nach vier Wochen sind die Jungen soweit herangewachsen, daß sie nicht mehr im Schoß gehalten werden können. Die Muttertiere nehmen daher beim Saugen aufrechtere Sitzhaltungen ein (Abb. 4b) oder liegen in Seiten- oder Rückenlage ab. Es lassen sich jetzt auch Saug- und Ruhephasen klarer gegeneinander abgrenzen. Die Jungen werden alle zwei bis drei Stunden versorgt. In Gefangenschaft werden junge Krabbenwaschbären etwa nach vier Monaten entwöhnt. Die letzte Beobachtung saugender Jungtiere wurde am 153. Tag notiert.

Von der 7. Woche an zeigen Krabbenwaschbären in Tast- und Beißspielen Verhaltensweisen, die den Funktionskreisen der Nahrungssuche und -aufnahme zuzuordnen sind. Sie manipulieren kleinere Objekte in beiden Händen, wie z. B. von der Mutter in die Hütte getragene Nahrungsbrocken, und prüfen sie spielerisch mit dem Gebiß, ohne sie allerdings abzuschlucken. Ihr Interesse für kleine Gegenstände trägt mit dazu bei, daß sie sich sofort mit dem Futter beschäftigen, wenn sie der Mutter zum Freßplatz folgen können (60. Tag).

Zunächst knautschen sie auf Nahrungsbrocken herum und haben Mühe, Teile abzuschneiden. Von Anfang an setzen sie dabei geschickt ihre Vorderextremitäten ein. Nach 70 Tagen fressen alle Jungtiere Fleisch (Eintagshähnchen). Wasser trinken sie am Ende der 9. Woche. Nie nehmen sie erstmals angebotenes Futter wie z. B. Obst oder Pellets gleich auf, sondern beschäftigen sich zunächst neugierig mit ihm. Die Genießbarkeit unbekannter Nahrung lernen sie durch eigene Erfahrungen kennen. Die Lernvorgänge werden dadurch gefördert, daß die Jungen aufgrund ihres angeborenen Futterneidverhaltens immer wieder versuchen, der Mutter Nahrungsbrocken abzujagen und so mit fremdem Futter in Kontakt kommen. Aggressionshandlungen am Freßplatz gehören zu diesem Zeitpunkt zu den charakteristischen Reaktionen der Jungen. Sie schirmen ihr Futter gegen Angriffe der Geschwister ab oder verschleppen es, um ungestörter fressen zu können. Anfangs erfolgt der Nahrungstransport mit dem Fang. In der 10. Woche können sie Futter auch in den Händen tragen.

Mit dem Verlassen der Wurfkiste sind weitere Verhaltensweisen zu beobachten, die dem Funktionskreis der Nahrungssuche zuzuordnen sind. Nach dem Fressen verweilen die Jungen häufig am Futterplatz. Sie kauern am Boden, tasten mit den Vorderextremitäten den Untergrund ab und nehmen Nahrungsteile auf, die sie in den Händen reiben, während der Blick „desinteressiert" abgewendet ist. Dieses Verhalten entspricht weitgehend den Handlungen der stationären Nahrungssuche erwachsener Tiere, die in Gefangenschaft häufig in ähnlicher Weise am Wassertrog „waschen" (Löhmer 1973). Es ist nicht nur für Krabbenwaschbären, sondern auch für Waschbären typisch (Gewalt 1956; Lyall-Watson 1963; Tevis 1947). Junge Krabbenwaschbären beginnen erst im Anschluß an den hier besprochenen Zeitraum von drei Monaten am Wassertrog zu „waschen". Ohne daß spezifische Untersuchungen zur Ontogenese dieser Verhaltensweise durchgeführt worden sind, kann aufgrund der weitreichenden Über-

einstimmungen im Verhalten von *P. lotor* und *P. c. cancrivorus* geschlossen werden, daß das „Waschen“ wie bei den Waschbären eine erlernte Handlung ist (Lyall-Watson 1963). Es dient nicht der Nahrungsreinigung, sondern stellt eine Abreaktion des in Gefangenschaft nicht in Anspruch genommenen Beutefangtriebes dar (Gewalt 1956).

Mit lebenden Beutetieren wissen junge Krabbenwaschbaren im 3. Lebensmonat noch nichts anzufangen. Sie verfolgen lediglich alle sich bewegenden Gegenstände. Das Fangen und Töten einer Beute erlernen sie erst im Verlauf der weiteren Entwicklung.

Miktion und Defäktion

In den ersten 60 Tagen nach der Geburt werden junge Krabbenwaschbären von der Mutter zur Miktion und Defäkation aufgefordert, die alle Ausscheidungen verzehrt (Abb. 5a). Danach werden beide Handlungen nur noch gelegentlich im Rahmen der sozialen Körperpflege von der Mutter ausgelöst. Sobald die Jungtiere feste Nahrung aufnehmen, beginnen sie, selbständig zu harnen und zu koten. Beide Verhaltensweisen treten vorher nur vereinzelt auf (41. bzw. 52. Tag). Noch früher sind sie als Abwehrreaktionen zu beobachten (Schreckharnen am 8. Tag; Schreckkoten am 41. Tag). Nach der Aufnahme fester Nahrung koten und harnen die Jungen wahllos an beliebigen Orten im Wurfkäfig. Selbst die Hütte wird beträchtlich verschmutzt. Nach 80 Tagen suchen sie feste Plätze auf. Wie die adulten Tiere bevorzugen sie im Verlauf der weiteren Entwicklung den Wassertrog als Harn- und Kotplatz.

Aggressives Verhalten und Spiel

Neben dem Quieken, das von Geburt an als erste Abwehrreaktion zu hören ist, sind bereits nach einer Woche weitere aggressive Verhaltensweisen ausgebildet. Die Jungen drohfauchen und schreckharnen, wenn sie aus der Wurfkiste geholt werden. In der 7. Woche wehren sie sich mit aufgerissenem Fang, gezielten Abwehrbissen und aggressiven Lautäußerungen, so daß sie ohne Handschutz nicht mehr eingefangen werden können. Die Analbeutelentleerung, die bei erwachsenen Tieren mitunter in höchster Erregung erfolgt, ist erstmals im Alter von 71 Tagen beobachtet worden. Futterneidverhaltensweisen sind durch Positionskämpfe am Gesäuge nach 17 Tagen nachzuweisen. Sie nehmen danach an Häufigkeit und Intensität permanent zu und erreichen ihren Höhepunkt im 3. und 4. Monat.

Aggressive Handlungen, die für intraspezifische Auseinandersetzungen typisch sind (Löhmer 1973), gehören zum Verhaltensinventar junger Krabbenwaschbären, sobald sie lokomotorisch weniger behindert sind (7. Woche). Bis zur 10. Woche treten Aggressionsbewegungen ausschließlich im Rahmen sozialer Spiele auf. Angriffs- und Abwehrreaktionen wie Abducken, sich Herumwerfen, Demonstration körperlicher Überlegenheit durch Aufrichten auf die Hinterbeine oder Buckel-krumm-machen sind ebenso wie Nackenbiß, Beißschütteln, Klammern und Auf-den-Gegner-Werfen in der 7. Woche im Ansatz zu erkennen (Abb. 6). Sie werden in übertriebener Form ausgeführt, nie von aggressiven Lautäußerungen begleitet und führen nicht zu Verletzungen, da die Beißhemmung immer wirksam bleibt. Sie werden häufig abrupt abgebrochen und von Spielaufforderungsverhaltensweisen wie Scheinflucht, Vorderkörperschleudern oder Hopsen abgelöst. Außerdem fehlt die für Aggressionshandlungen typische Gesichtsmimik. Aufgrund dieser Merkmale sind sie eindeutig als Spielbewegungen einzuordnen. Die ersten ernsthaften Auseinandersetzungen unter den Jungtieren sind beim Fressen am Futterplatz zu beobachten. Das Abjagen von Nahrungsbrocken bzw. ihre Verteidigung führen aber selten zu Beißereien. In der Regel

Abb. 6. Soziale Spiele junger Krabbenwaschbären (Alter: 46 Tage). a = Auf-den-Gegner-Werfen; b = Ringkampf; c = Rückenbiß

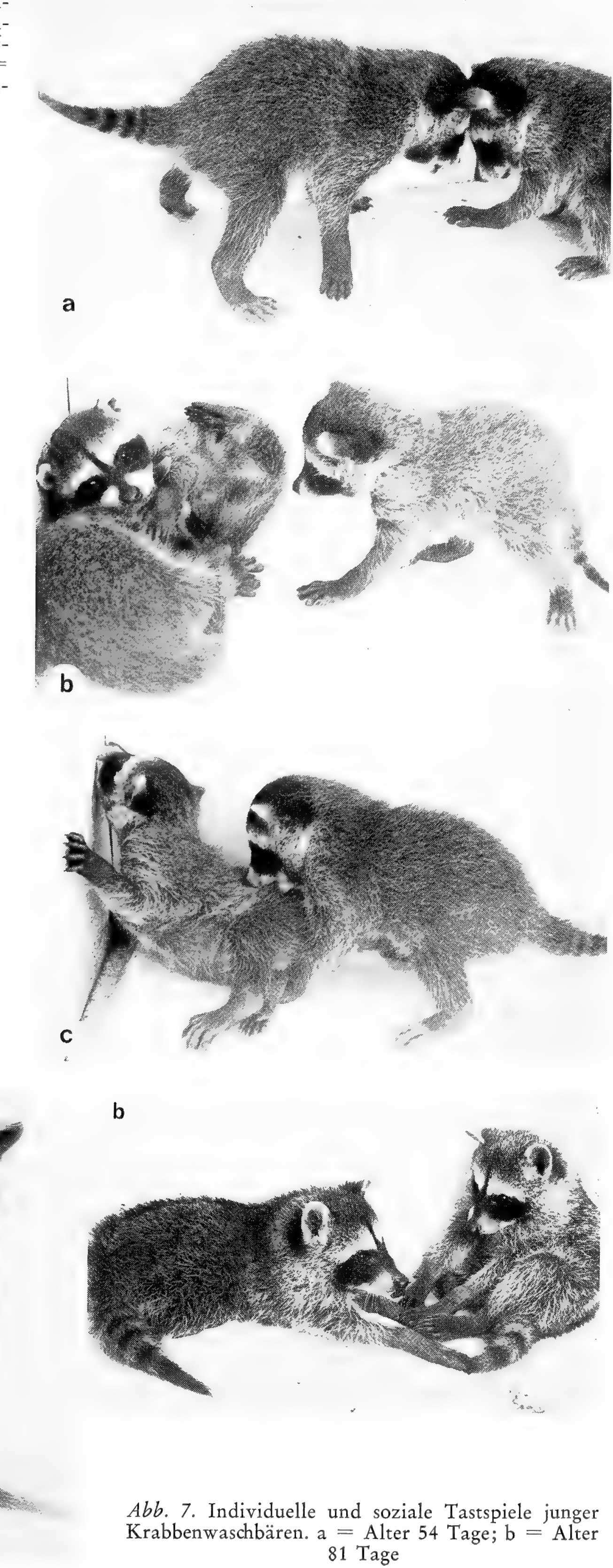


Abb. 7. Individuelle und soziale Tastspiele junger Krabbenwaschbären. a = Alter 54 Tage; b = Alter 81 Tage

drohen sich die Jungen lediglich böse an und respektieren die Individualdistanz des Kontrahenten. Wird im 3. Monat ein fremder Artgenosse in den Käfig gesetzt, so wird er von der Mutter sofort heftig angegriffen. Einige Jungtiere schalten sich ausnahmsweise bereits auf dieser Entwicklungsstufe in die Kämpfe ein. Im allgemeinen fliehen die Jungen bei Gefahr sofort in die Hütte oder zum oberen Teil des Käfigs. Gelingt es dem Eindringling, in die Wurfkiste zu klettern, so drücken sich die Jungen in eine Ecke. Erst wenn das fremde Tier zu nahe kommt, richten sie sich mit dem Rücken zur Wand auf und beißen gezielt zu. Dabei drohfauchen und -grunzen sie und vermitteln einen überaus wehrhaften Eindruck.

Individuelle Tast- und Beißspiele treten bei *P. c. cancrivorus* etwa parallel zu den sozialen Spielen auf. Ihnen liegt ein starker Neugiertrieb zugrunde. Für die Jungen sind solche Gegenstände von besonderem Interesse, die eine glatte Oberfläche besitzen wie Kieselsteine und Glasscherben (haptische Attraktion) oder laute Geräusche verursachen, wenn sie beim Manipulieren aus den Händen gleiten und zu Boden fallen (akustische Attraktion). Als Objektersatz kann der eigene Körper dienen (Abb. 7a). Oft sitzen zwei Jungtiere einander gegenüber und betasten ausdauernd die Extremitäten des Partners (Abb. 7b).

Diskussion

Die Ontogenese einiger Verhaltensweisen ist in der Tabelle übersichtlich dargestellt worden. Es sind das erst- bzw. letztmalige Auftreten einer Handlung und der Zeitpunkt der Reife (Doppellinie) eingetragen. Deutlich ist zu erkennen, daß bei *P. c. cancrivorus* in den ersten drei Lebensmonaten verschiedene Entwicklungsabschnitte abgegrenzt werden können. Vier Wochen nach der Geburt besitzen die Jungen vornehmlich infantile Verhaltensweisen. Es ist die Periode der geringsten Aktivität und der größten Abhängigkeit von der Mutter. In der 5. und 6. Woche treten viele Verhaltensweisen erstmals auf, die die Jungtiere zur Auseinandersetzung mit ihrer unmittelbaren Umwelt befähigen. In den folgenden zwei Wochen werden bereits vorhandene Handlungen und Bewegungen vervollkommnet. Es kommen nur noch wenige neue hinzu. Nach zwei Monaten etwa sind junge Krabbenwaschbären mit den wesentlichen Verhaltensweisen ausgerüstet, die sie zur Aktivität außerhalb der Wurfkiste benötigen. Anhand der Gefangenschaftbeobachtungen kann angenommen werden, daß die weitere Entwicklung bis zur Eigenständigkeit mehrere Monate dauert. Die Mutterfamilien dürften ähnlich lange Bestand haben, wie es von Waschbären bekannt ist — nämlich mehr als 6 Monate (Hamilton 1936; Montgomery 1969; Stuewer 1943; Whitney und Underwood 1952).

Die surinamesischen Krabbenwaschbären sind in die Gruppe der Nesthocker einzuordnen. Diese Zuordnung wird u. a. durch den embryonalen Charakter des Gehirns bei der Geburt und durch den Verlauf der postnatalen Hirnentwicklung bestätigt (Kruska 1975). Die Beobachtungen von Kruska zeigen weiterhin, daß wichtige Prozesse der Hirngenese mit der Verhaltensentwicklung parallel verlaufen. So ist vom 30. Lebenstag an das charakteristische Furchenbild vorhanden. Auf dieser Altersstufe reifen die Fortbewegungsweisen adulter Tiere heran. Die Sinneswahrnehmungen werden durch die Funktionstüchtigkeit der Ohren und Augen erheblich verbessert. Um den 70. Tag ist etwa die Hirngrößenzunahme abgeschlossen. In bezug auf die Verhaltensontogenese ist in diesem Alter ein wichtiges Reifestadium erreicht. Die reine Nestlingszeit ist beendet. Die Jungtiere verlassen selbständig die Wurfkiste und folgen der Mutter auf gemeinsamen Ausflügen. Sie nehmen erstmals feste Nahrung auf.

Der interspezifische Vergleich der vorliegenden Untersuchungen zeigt, daß zwischen

Die Entwicklung des Verhaltens bei *P. c. cancrivorus*

(Erläuterungen im Text)

VERHALTENSWEISE

I. | II. | III. | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. | X. | XI. | XII. | WOCHE

7. 14. 21. 28. 35. 42. 49. 56. 63. 70. 77. 84. TAG

LOKOMOTION

Schiebekriechen
Klammern
Klettern
Stehen
Gehen
Laufen
Springen

RUHE und SCHLAF

Halbmondstellung
Sitzen
Frontales Einrollen
Gähnen
Sichrecken

KÖRPERPFLEGE

Körperschütteln
Fellkratzen
Fellecken
Fellkauen
Soziale Körperpflege

SINNESWAHRNEHMUNGEN

Reaktion auf Tastreize
Reaktion auf Gerüche
Analkontrolle
Öffnen der Gehörgänge
Reaktion auf Geräusche
Öffnen der Augen
Reaktion auf Gesehenes

RAUMORIENTIERUNG

Kreiskriechen am Wurfplatz
Geradeauskriechen
Erkundung der Hütte
Verlassen der Hütte

ERNÄHRUNG

Saugen
Fleischfressen
Wassertrinken

MIKTION und DEFÄKATION

Selbständiges Harnen
Selbständiges Koten
Einhaltung fester Harn- und Kotplätze

AGGRESSIONSVERHALTEN

Quieken
Drohfauchen
Drohgrunzen
Schreckharnen
Schreckkoten
Analbeutelentleerung
Abwehrbeißen
Futterneidverhalten
Angriffs- und Abwehrhaltungen

SPIELE

Individuelle Tast- und Beißspiele
Soziale Spiele

P. c. cancrivorus und *P. lotor* weitreichende Übereinstimmungen bestehen. Sie beruhen nicht nur auf dem identischen Verhalten ranziger Tiere, sondern bestehen auch hinsichtlich der Tragzeiten und der Verhaltensweisen der Muttertiere vor und nach der Geburt (LÖHMER 1973). Die morphologische Entwicklung der Jungen verläuft ebenfalls bei beiden Arten ähnlich (STUEWER 1943; WHITNEY und UNDERWOOD 1952 u.a.). Schließlich sind auch Parallelen hinsichtlich der Verhaltensontogenese vorhanden. So erfolgen wichtige Entwicklungen wie das Reifen der Lokomotion und der Sinneswahrnehmungen, das erstmalige Verlassen der Wurfkiste, die Aufnahme fester Nahrung oder das Abstillen etwa auf der gleichen Altersstufe (GRAU et al. 1970; HAMILTON 1936; MONTGOMERY 1969; NORTH 1968). Die Ergebnisse bestätigen die nahe Verwandtschaft dieser beiden Neuwelt-Kleinbären, die auch in anderen Untersuchungen herausgestellt werden konnte (LÖHMER 1975). Nach wie vor bleiben aber die intraspezifischen Unterschiede in den Hirn-Körpergewichtsverhältnissen bei den Krabbenwaschbären ungeklärt. Ethologische Studien an den großhirnigen Krabbenwaschbären aus dem südlichen Verbreitungsgebiet sind daher weiterhin von Interesse.

Das Katzenfrett wirft seine Jungen nach einer ähnlich langen Tragzeit (ca. 61 Tage) wie *P. c. cancrivorus* und *P. lotor* (RICHARDSON 1942; TAYLOR 1954). Einige Aufzuchthandlungen der Muttertiere wie z. B. das Bergen der Jungen im Schoß gleichen sich ebenfalls. Schließlich verläuft die Entwicklung der Lokomotion und des Nahrungserwerbs nahezu identisch. Dennoch reichen die bisherigen Kenntnisse zur Verhaltensontogenese dieses Procyoniden nicht aus, um systematische und stammesgeschichtliche Beziehungen zur Gattung *Procyon* absichern zu können. Junge Nasenbären besitzen ein deutlich größeres Geburtsgewicht als *P. c. cancrivorus* und *P. lotor* (KAUFMANN 1962). Ihre postnatale Entwicklung verläuft insgesamt schneller. Sie reagieren eher auf akustische und optische Reize, da sich Ohren und Augen etwa 10 Tage früher öffnen. Das Nest verlassen sie bereits in der 6. Woche, ebenfalls ein Zeichen ihrer zügigeren Entwicklung. Wickelbären werden nach einer Tragzeit von 98 bis 115 Tagen geboren (CLIFT 1967; POGLAYEN-NEUWALL 1962). Obwohl sie bei der Geburt mehr als doppelt so schwer sind wie Krabbenwaschbären und Waschbären, reift das Verhalten nicht schneller heran. Die Entwicklung der Fortbewegungsweisen und des Nahrungserwerbs oder das selbständige Verlassen der Wurfkiste erfolgen etwa im gleichen Alter. Mit den übrigen Procyoniden wie dem Makibären und Bergnasenbären können keine Vergleiche angestellt werden, da entsprechende verhaltensontogenetische Beobachtungen noch fehlen (EWER 1973).

Zusammenfassung

Neben einer kurzen Beschreibung der Fortpflanzungsbiologie enthält die Arbeit Angaben zur Verhaltensontogenese surinamesischer Krabbenwaschbären *(Procyon c. cancrivorus)*. Im wesentlichen finden die Reifungsprozesse der ersten drei Lebensmonate Berücksichtigung. Die Ergebnisse beruhen auf Beobachtungen an insgesamt 29 Würfen, von denen drei Mutterfamilien ausführlich untersucht werden konnten. Krabbenwaschbären sind Nesthocker. Im ersten Monat sind die Jungen wenig aktiv. In den folgenden vier Wochen reifen viele wichtige Elemente des Verhaltensinventars heran. In der 9. Woche verlassen die Jungen die Wurfkiste und werden allmählich selbständiger.

Die Hirngenese und Verhaltensentwicklung weisen Parallelen auf, die diskutiert werden. Ebenso werden vergleichende Betrachtungen zu den übrigen Procyoniden angestellt, wobei weitreichende Übereinstimmungen mit dem nordamerikanischen Waschbären *(Procyon lotor)* auffallen.

Summary

On the ontogeny of the behaviour of Procyon cancrivorus cancrivorus (Procyonidae)

Beside some remarks on the reproductive behaviour the postnatal development of young crab-eating raccoons *(Procyon c. cancrivorus)* within the first three months after birth is

described. The results refer to observations of 29 litters. Three mother-families are studied more intensive. Crab-eating raccoons belong to the group of altricial animals. Within the first month the infants are very passive. In the following month the ethogram increases rapidly. The young do not leave the nest-box before 9 weeks old and become afterwards more and more independent.

The postnatal development of the brain and behaviour shows parallels, which are discussed. Furthermore a comparison with other procyonids is made. The relationship to the raccoon *(Procyon lotor)* is remarkable.

Literatur

ALLNER, K. (1939): Der Waschbär und seine Zucht. München: BLV.

BISSONNETTE, T. H.; CSECH, A. G. (1939): A third year of modified behavior with raccoons. Ecology **20**, 156—162.

BODE, H. (1934): Waschbärenzucht. Dt. Pelztierz. **9**, 387—391.

BÖKER, H. (1932): Tiere in Brasilien. Stuttgart.

CABRERA, A. (1957): Catalogo de los mammiferos America del Sur. Mus. Arg. Cienc. Nat. Rev. **4**, 244—249.

CLIFT, C. E. (1967): Notes on breeding and rearing a kinkajou, *Potos flavus,* at Syracuse zoo. Int. Zoo Yearbook **7**, 126—127.

CZEIKE, F. (1928): Der Waschbär, seine Zucht und Pflege. Dt. Pelztierz. **3**, 363—366; 404 bis 406.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1958): Das Verhalten der Nagetiere. In: KÜKENTHAL, Handb. d. Zool. **8** (10), 1—88.

EIBL-EIBESFELDT, I. (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. München: Piper.

EWER, R. F. (1973): The carnivores. The World Naturalist. London: Weidenfels und Nicolson.

GEWALT, W. (1956): Über das Waschen von *Procyon lotor.* Z. Säugetierkunde **21**, 149—155.

GOLDMAN, E. A. (1950): The raccoons of North and Middle America. U.S. Fish Wildl. Serv. North Am. Fauna **60**, 1—153.

GRAU, G. A.; SANDERSON, G. C.; ROGERS, J. P. (1970): Age determination of raccoons. J. Wildl. Mgmt. **34**, 364—372.

HAMILTON, W. J. (1936): Food and breeding habits of the raccoon. Ohio J. Sci. **36**, 131—140.

KAMPMANN, H. (1972): Der Waschbär in Deutschland. Diss., Göttingen.

KAUFMANN, J. H. (1962): Ecology and social behavior of the coati *(Nasua narica),* on Barro Colorado Island, Panama. Univ. Calif. Press **60**, 95—222.

KRUSKA, D. (1975): Über die postnatale Hirnentwicklung bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae; Mammalia). Z. Säugetierkunde (im Druck).

KÜHTZ, H. (1930): Der Waschbär und seine Zucht. München: Mayer.

LIEHELLYN, L. M.; ENDERS, R. K. (1954): Ovulation in the raccoon. J. Mamm. **35**, 440.

LÖHMER, R. (1973): Vergleichende ethologische und sinnesphysiologische Untersuchungen an Waschbären und Krabbenwaschbären. Diss. TU Hannover.

— (1975): Vergleichende Untersuchungen über die Manipulier- und Lernfähigkeiten von Waschbären *(Procyon lotor)* und Krabbenwaschbären *(Procyon cancrivorus cancrivorus).* Z. Säugetierkunde **40**, 36—49.

LYALL-WATSON, M. (1963): A critical re-examination of food "washing" behaviour in the raccoon *(Procyon lotor).* Proc. Zool. Soc. London **141**, 371—393.

MECH, L. D.; BARNES, D. M.; TESTER, J. R. (1968): Seasonal weight changes, mortality, and population structure of raccoons in Minnesota. J. Mamm. **49**, 63—73.

MONTGOMERY, G. G. (1964): Tooth eruption in preweaned raccoons. J. Wildl. Mgmt. **28**, 582—584.

— (1969): Weaning of captive raccoons. J. Wildl. Mgmt. **33**, 154—159.

NORTH, S. (1968): Unsere Waschbären. Zürich: Müller.

POGLAYEN-NEUWALL, I. (1962): Beiträge zu einem Ethogramm des Wickelbären *(Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierkunde **27**, 1—44.

POGLAYEN-NEUWALL, I.; POGLAYEN-NEUWALL, I. (1965): Gefangenschaftsbeobachtungen an Makibären *(Bassaricyon* Allen, 1876). Z. Säugetierkunde **30**, 321—366.

POPE, C. H. (1944): Attainment of sexual maturity in raccoons. J. Mamm. **25**, 91.

RICHARDSON, W. B. (1942): The ring-tailed cats *(Bassariscus astutus):* Their growth and development. J. Mamm. **23**, 17—26.

RÖHRS, H. D. (1933): Aufzuchtprobleme in der Waschbärenzucht. Dt. Pelztierz. **8**, 347—352.

— (1934): Die Waschbärenranz. Dt. Pelztierz. **9**, 34—35.

SANDERSON, G. C. (1950): Methods of measuring productivity in raccoons. J. Wildl. Mgmt. **14**, 389—402.

Sanderson, J. T. (1949): A brief review of mammals of Suriname (Dutch Guiana), based upon a collection made in 1938. Proc. Zool. Soc. London **119**, 755—787.
Schneider, D. G.; Mech, D.; Tester, J. R. (1966): An eight-month radio-tracking study of raccoon families. Bull. Ecol. Soc. Am. **47**, 149—150.
Smythe, N. (1970): The adaptive value of the social organization of the coati *(Nasua narica)*. J. Mamm. **51**, 818—820.
Stuewer, F. W. (1943): Reproduction of raccoons in Michigan. J. Wildl. Mgmt. **7**, 60—73.
Taylor, W. P. (1954): Food habits and notes on life history of the ring-tailed cat in Texas. J. Mamm. **35**, 55—63.
Tevis, L. (1947): Summer activity of california raccoons. J. Mamm. **28**, 323—332.
Whitney, L. F.; Underwood, A. B. (1952): The raccoon. Pract. Sci. Publ. Co., Orange, Conn.

Anschrift des Verfassers: Dr. Reinhard Löhmer, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, D-3000 Hannover, Bischofsholer Damm 15

Egg-breaking behavior in a yellow-throated marten, *Martes flavigula* (Mustelidae; Carnivora)

By C. Wemmer and G. L. Johnson

Chicago Zoological Park, Brookfield, Illinois 60513

Receipt of Ms. 8. 4. 1975

Behavioral specializations for opening and eating hard shelled foods are not widespread among animals. The majority of omnivores and carnivores open eggs, molluscs, and hard shelled arthropods by puncturing with the canine teeth, but among the mongooses and mustelids such food is opened by smashing against the substrate or an upright hard object. In both of these families, the food is propelled by the limbs, but several variations exist (Dücker 1965; Ewer 1973). Among the Herpestinae *(Mungos, Helogale, Herpestes* and *Atilax)* the object is either "hiked" between the hindlegs or dashed upon the ground from a bipedal stance. The Galidiinae *(Mungotictis* and *Galidia)* clutch the object with all four feet and throw it posteriorly while reclining on the side (Ewer 1973; Albignac 1969). The spotted and striped skunk *(Spilogale* and *Mephitis)* seem to use a technique similar to the mongooses except that a hindleg may assist in throwing the food in *Spilogale* (Ewer 1973; H. Egoscue pers. comm.). This paper describes a curious method of breaking eggs observed in a female yellow-throated marten at the Brookfield Zoo.

The animal's ability to break eggs was first observed by G. J. in July, 1974. Raw egg had been a part of the animal's diet, but had previously been given without the shell. When a whole egg was presented to the animal, she sniffed at the egg and manipulated it with her forepaws: rolling or pulling with a single forepaw and dragging with both forepaws in a hunching motion. An attempt to bite the egg was

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 58—60

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

made, but the shell was not pierced. Finally, she grasped the egg between the pads of both forefeet and dropped it from a height of about 10 cm as she rose briefly to her hindlegs.

Further eggs were presented to this animal and a male of the same species over the next six weeks to verify the observation. In cases where the egg was fractured in being removed from the food pan, both animals were able to open the egg by pawing, dragging, and biting. In all instances involving intact eggs, the male was able to pierce the egg by biting; while the female always broke the eggs by dropping them from the elevated forepaws. In many instances, the grasping and dropping of the egg occurred as the female pivoted on the hindfeet towards the nest box at the rear of the cage. Thus, the breaking of the egg appeared to be a by-product of her effort to move the egg to the rear of the cage rather than a deliberate action. Nevertheless, once the egg was broken in this manner, efforts to move the egg were abandoned and feeding began immediately.

Both animals fed on the egg in a similar manner. Once the shell was cracked, no attempt was made to split the egg open. Rather, the canines were used to make a hole in the shell large enough for the tongue to pass through. The contents were then lapped from the egg, often leaving a rather complete shell. The muzzle was pressed firmly against the egg, presumably steadying it and allowing the tongue to extend farther into the egg.

In summary, both male and female manipulated eggs by pawing, dragging and biting. In the case of fractured eggs this behavior sufficed to break the shell. Intact eggs were always broken by biting in the case of the male, while the female always broke intact eggs by dropping them from the elevated forepaws at a height of 2–10 centimeters. Both animals lapped the contents from the broken eggs.

It is not possible to say whether the female's behavior was an idiosyncrasy or was specifically evoked by a food which she was unable to open using conventional methods. According to Novikov (1962) the yellow-throated marten feeds chiefly on musk deer, but also takes the eggs and young of hazel grouse and pheasants during the summer. The similarity of the egg dropping pattern to the food smashing behavior of the water mongoose is particularly curious and worthy of comment. Ewer (1973) suggested that the upright smashing method of the water mongoose may have evolved as a frustration reaction of rearing up as the unyielding food was held in the paws. The case of the marten is significant because it is an example of how a behavioral innovation may arise from a non-specific behavior (such a food transport in the forepaws). Similarly, Eisenberg and Leyhausen (1972) describe another variation of the upright smashing pattern in a *Mungos mungos*. The snail was held in the mouth and forepaw as the animal stood bipedally; then as the jaws relaxed their grip the forepaws slammed the snail to the ground. Two elements of their description differ from the conventional method described – normally the mouth does not assist and the food is hurled between the hindlegs (Kinloch 1965; Eisner and Davis 1966; Simpson 1966; Davis 1966). But in fact, there ist considerable variation in the methods by which the mongoose opens hard shelled foods. The extent to which these variations are determined by learning and features of the food or motivational state remains to be studied in the species exhibiting this unusual behavior.

Summary

The opening of hen's eggs by dropping on the ground from elevated forepaws is described in a female yellow-throated marten. More perfected versions of this behavior have been

described in several species of mongoose, but up to now this particular pattern has not been described in the Mustelidae.

Zusammenfassung

Verhalten eines Gelbhalsmarders (Martes flavigula) beim Öffnen von Eiern

Für einen weiblichen Gelbhalsmarder wird eine ungewöhnliche Verhaltensweise beschrieben. Dieses Tier öffnete Hühnereier, indem es sie mit emporgehobenen Vorderfüßen auf den Boden warf. Perfektere Versionen dieses Verhaltens sind bereits von verschiedenen Mangustenarten bekannt, jedoch noch nie von Musteliden beschrieben worden.

Literature

Albignac, R. (1969): Notes ethologiques sur quelques carnivores malgaches: le *Galidia elegans* I. Geoffroy. Terre et vie **23**, 202—215.

Davis, J. A. (1966): Notes on M'tundu. Animal Kingdom LXIX, 58—59.

Dücker, G. (1965): Das Verhalten der Viverriden. Handb. Zool. **8**, 10, 1—48.

Eisenberg, J. F.; Leyhausen, P. (1972): The phylogenesis of predatory behavior in mammals. Z. Tierpsychol. **30**, 59—93.

Eisner, T.; Davis, J. A. (1967): Mongoose throwing and smashing millipedes. Science **55**, 577—579.

Kinloch, B. (1965): Sauce for the mongoose. New York: Knopf.

Simpson, C. D. (1966): The banded mongoose. Animal Kingdom LXI 52, 57.

Ewer, R. F. (1973): The Carnivores. Ithaca, New York: Cornell University Press.

Novikov, G. A. (1962): Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. Israel program for Scientific Translations, Jerusalem.

Authors' addresses: Dr. C. Wemmer, Conservation and Research Center, National Zoological Park, Front Royal, Va. 22630, USA; G. L. Johnson, 903 Swarthmore Ct. Madison, Wisconsin 53705, USA

BEKANNTMACHUNG

Einladung

Die 50. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet auf Einladung von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre und Mitarbeitern in der Zeit vom 5. 9. 1976 bis zum 9. 9. 1976 in Kiel statt.

Am Dienstag, 6. 9. 1976, nachmittags, soll eine Fahrt nach Schleswig zur Besichtigung der Außenstelle für prähistorische Zoologie des Institutes für Haustierkunde (Leitung: Wiss. Dir. Dr. Hans Reichstein) stattfinden. Am 9. 9. 1976 ist eine Exkursion mit folgender Route geplant: entlang Selenter See, durch das Kossautal nach Rantzau zum Trakehner-Gestüt, durch die Plöner Seenplatte zum Segeberger Forst (verschiedene Haustierrassen), nach Trappenkamp (Wildgehege) und zurück nach Kiel. Weitere Einzelheiten werden später bekanntgegeben.

Alle Säugetierkundler sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich mit dem 1. Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. Hans Frick, Anatomisches Institut der Universität, Pettenkoferstraße 11, D-8000 München 2, in Verbindung zu setzen.

Bitte melden Sie Vorträge für diese Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten sein sollen, beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Herrn Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen, bis zum 15. 6. 1976 an. Alle den Tagungsort betreffenden Fragen beantwortet Herr Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Institut für Haustierkunde, Neue Universität, Olshausenstraße 40-60, D-2300 Kiel.

Im Anschluß an die Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde findet die Jahrestagung der Deutschen Ornithologen-Gesellschaft ebenfalls in Kiel statt. Anreise zu dieser Tagung am 9. 9. 1976, Exkursionen am 13. und 14. 9. 1976.

BUCHBESPRECHUNGEN

Siegrist, E.: **Zoo.** Ein Bildband über das Tierverhalten im Basler Zoologischen Garten. Mit einem Einleitungstext von Prof. Dr. R. Geigy. Basel: Pharos Verlag Hansrudolf Schwabe AG. 192 S., 188 Abb. 48,– DM/SFr.

Über Jahre beobachtete die Verfasserin die Tiere im Zoo Basel. Zum 100jährigen Bestehen des „Zolli" legt sie die schönsten Bilder in einem Band zusammengefaßt der Öffentlichkeit vor. Es sind nicht nur reine Tierporträts, sondern es werden zumeist in kurzen Bildsequenzen einige Episoden aus dem Verhalten und Leben der Zootiere erfaßt, wie sie in der ihnen vertrauten Umgebung spielen, kämpfen, fressen oder ihre Jungen aufziehen. Alle Aufnahmen sind exzellent photographiert und verraten eine große Geduld und Beobachtungsgabe der Photographin. Schade nur, daß sich im bewußt kurz gehaltenen Text dieses reinen Bildbandes und vor allem in den Bildunterschriften ein paar Druckfehler eingeschlichen haben und bei den wissenschaftlichen Namen nicht immer die heute gültigen benutzt werden. Doch dürfte das kaum die Qualität des Photobandes beeinträchtigen.

J. Lange, Stuttgart

Bürger, M.: **Zootiere, wie wir sie erleben.** Über Erlebnisse mit Zootieren und unsere Kenntnis vom Tierverhalten. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag 1975. 95 S. 9,80 DM.

Das Buch des Magdeburger Zoo-Direktors ist für Tierliebhaber und Zoobesucher bestimmt. Es berichtet in leicht faßlicher aber stets wissenschaftlich zuverlässiger Form über Fragen aus der Verhaltensforschung (Territorien, Markierung, Rangordnung, Prägung, Kommunikation u. a.) und aus der Tiergartenbiologie (Funktion eines Zoos, Zucht, Tierbeschaffung, Fütterung, Beruf des Tierpflegers). Der ansprechend und didaktisch geschickt abgefaßte Text ist durch zahlreiche Berichte eigener Erlebnisse und Erfahrungen aufgelokkert. Zahlreiche gute Photos sind dem Buch beigegeben. D. Starck, Frankfurt/M.

Barabasch-Nikiforow, I. I.: **Die Desmane.** Die Neue Brehmbücherei. Wittenberg-Lutherstadt: Verlag A. Ziemsen 1975. 100 S. 8,50 M.

Über den russischen Desman, *Desmana moschata* L., ist im westlichen Schrifttum wenig bekannt. Das russische Schrifttum ist weit verstreut und kaum zugänglich. Daher ist die recht umfassende Monographie eines hervorragenden Kenners sehr zu begrüßen. Ausführlich behandelt werden Lebensweise, Ökologie, Ernährung, Verbreitung und soweit bekannt, Verhalten und Fortpflanzung. Bemerkenswert ist, daß der Desman mit dem Biber störungslos im gleichen Biotop lebt, aber durch die Bisamratte verdrängt wird. Maßnahmen zum Schutz und zur Regeneration des Bestandes werden besprochen. Dem Bändchen sind zahlreiche Abbildungen wechselnder Qualität beigegeben. Die Bemerkungen über Bau und Anpassungstyp sind oberflächlich und sagen wenig aus. D. Starck, Frankfurt/M.

MAZAK, V.: **Notes on the black-maned lion of the Cape,** *Panthera leo melanochaita* **(Ch. H. Smith, 1842) and a revised list of the preserved specimens.** Amsterdam — London: Verh. der Koninkl. Nederlandse Akademie van Wetenschapen Afd. Natuurkunde tweede Reeks, d. 64. 1975. 44 S., 9 Taf., 25,— Dfl.

Die Frage nach der systematischen Stellung des Kap-Löwen, der um 1860 ausgerottet wurde, blieb lange ungeklärt, da kaum Museumsmaterial vorhanden war. MAZAK kommt das Verdienst zu, wenigstens in einigen großen Museen Dermoplastiken aufgefunden zu haben. Die neue Abhandlung stellt alle bisherigen Materalien zusammen. Es sind nunmehr 8 montierte Häute und 3 Schädel vorhanden.

Neu ist der Nachweis eines Stückes im Museum Amsterdam. Hingegen kann das Wiener Stück, das HEMMER als Kap-Löwen ansprach, nicht zu dieser Unterart gerechnet werden. Die Schädel befinden sich im Britischen Museum (2) und in Port Elizabeth.

Panthera leo melanochaita ist eine gut charakterisierte Unterart (Bauchmähne, gelbe Gesichtsmähne geht in sehr dunkle Kopf-Nackenmähne über, kräftiger Körperbau, breite abgestumpfte Schnauze, an zwei männlichen Schädeln ist P 2 im Unterkiefer vorhanden, nicht auf Juvenilzeichnung zurückführbare Pigmentzeichen an den Gliedmaßen). Genaue Beschreibung und Schädelmaße werden gegeben. Gute Abbildung der montierten Tiere und der Schädel sind der Arbeit beigegeben. Wichtig ist die Auswertung alter Literatur und die Zusammenstellung der Fundorte. Daher ergibt sich die überraschende Feststellung, daß im südlichen Afrika zwei Unterarten des Löwen vorkamen. *P. l. melanochaita* war die Binnenlandform, die in den ariden Gebieten im Westen der Bergkette (Drakensberge-Kapgebirge) vorkam. In den stärker bewaldeten Regionen östlich des Gebirges kam wahrscheinlich *P. leo krugeri* vor. Nordgrenze des schwanzmähnigen Kap-Löwen lag am Oranjefluß.

D. STARCK, Frankfurt/M.

PEDERSEN, A.: **Die nordpolaren Robben.** Die Neue Brehmbücherei. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen 1974. 64 S. 5,60 M.

Der hervorragende Kenner der arktischen Tierwelt gibt in diesem Brehm-Bändchen einen Überblick über die nordpolaren Otariiden und Phociden. Die südlichen Seelöwen und Seebären werden kurz berücksichtigt. Verbreitung, Verhalten, Fortpflanzung, Aufzucht der Jungen, Jagd und Nutzung werden für jede Art besprochen. Wertvoll sind die Zahlenangaben über die heutigen Bestände. Eigene Beobachtungen und Erfahrungen des Verfassers machen das Büchlein zu einer anregenden und reizvollen Lektüre. Für eine zweite Auflage möchte man wünschen, daß die wichtigsten Veröffentlichungen von ERNA MOHR im Schrifttumsverzeichnis genannt würden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

SCHOBER, W.; BRAUER, K.: **Makromorphologie des Gehirns der Säugetiere.** In: HELMCKE, J. G.; STARCK, D.; WERMUTH, H. (Hrsg.), Handbuch der Zoologie, Band VIII–7 (1) — Teil 2. Berlin: De Gruyter u. Co. 1975. V/296 S., 209 Abb., Ganzleinen 420,— DM.

Mit dem Erscheinen des „Katalog der Säugetiergehirne" im Jahre 1970 haben K. BRAUER und W. SCHOBER eine eindrucksvolle Materialsammlung dokumentiert. Nunmehr legen dieselben Autoren ein deskriptives Werk über die vielfältigen Erscheinungsformen der Säugetiergehirne vor, da ... „ja allgemein die Probleme des Gestaltwandels unter dem Blickwinkel der Höherentwicklung oder Spezialisation eine Erfassung der Befunde an möglichst vielen Säugetiergehirnen erfordern". Bei der Beschreibung wird auf die klassische systematische Gliederung des Gehirns in fünf Hirnteile verzichtet und in Anlehnung an STARCK der, für Säugetiere angemesseneren genetischen Gliederung Vorzug gegeben. Die Hirnteile Rhombencephalon im engeren Sinne (Tegmentum und basal angelagerte neencephale Faserbahnen), die übergeordneten dorsalen Zentren Cerebellum und Tectum mesencephali und die prosencephalen Teile Diencephalon und Telencephalon werden in einzelnen Hauptkapiteln nacheinander besprochen. Das weite Spektrum der äußeren Erscheinung dieser Hirnteile wird für jede Säugetierordnung dargestellt und durch eindrucksvoll gegenübergestellte Detail- und Sektionsabbildungen, sowie Lageskizzen und Zeichnungen belegt. Entsprechend der phylogenetischen Bedeutung sind Cerebellum und Telencephalon besonders ausführlich bearbeitet. In einem abschließenden Kapitel zur Phylogenie des Säugetiergehirns sind Methoden, Ergebnisse und Probleme vergleichender Makromorphologie und Neuroanatomie erörtert. Auf den

Wert palaeoneurologischer Forschung, welche nach T. Edinger heute im wesentlichen von Radinsky fortgeführt wird, und auf die Bedeutung quantitativer allometrischer Forschung sowohl mit ontogenetischer und phylogenetischer Fragestellung als auch im Hinblick auf domestikationsbedingte Änderungen wird hingewiesen. Ein Literaturverzeichnis von 718 Titeln bildet eine gute Grundlage zu Vertiefungen und weiterführende neue Untersuchungen.

Bedauerlicherweise ist Literatur jedoch nur bis 1970 berücksichtigt. Neuere Studien sind nicht verarbeitet. Dennoch stellt dieses Buch insgesamt eine wertvolle Übersicht zum gegebenen Thema dar, die für jeden Fachmann, aber auch für Säugetierkundler ganz allgemein von Interesse sein dürfte. Der leider etwas hohe Preis wird durch die ungewöhnlich reichhaltige Illustration und die gute Ausstattung des Buches verständlich. Eine weite Verbreitung ist diesem Werk zu wünschen. D. Kruska, Hannover

Immelmann, K.: **Wörterbuch der Verhaltensforschung.** Kindler Taschenbücher. Zürich, München: Kindler 1975. 132 S. 12,– DM.

Die vergleichende Verhaltensforschung als relativ junger Zweig der Biologie hat ihr Begriffsystem und ihre Terminologie erst schrittweise entwickeln müssen. Sie hat dabei zur Beschreibung ihrer Sachverhalte und Probleme vielfach auf Bezeichnungen aus der Umgangssprache und aus anderen Disziplinen zurückgegriffen. Alte Termini wurden dabei vielfach mit neuem Inhalt versehen und wie bei jeder lebendigen Wissenschaft, in der Begriffe nicht Endziel, sondern Werkzeug sind, hat auch gelegentlich ein Begriffswandel stattgefunden. Fehldeutungen und Mißverständnisse sind bis heute immer wieder zu verzeichnen, weil viele Begriffe so einen neuen Inhalt bekommen haben und von Außenseitern nicht in dem Sinne verstanden werden, den sie in der Anwendung auf ethologische Sachverhalte angenommen haben. Das vorliegende Wörterbuch gibt für etwa 300 Begriffe klare und objektive Definitionen. Der Rahmen ist weitgespannt und umfaßt auch Begriffe aus Grenzgebieten (Ökologie, Psychologie). Es ist zu hoffen, daß dies Hilfsmittel weite Verbreitung finden möge und zum Abbau von Mißverständnissen und Sprachverwirrung beitragen möge.

D. Starck, Frankfurt/M.

Tembrock, G.: **Biokommunikation I und II.** Informationsübertragung im biologischen Bereich. Braunschweig: Vieweg (WTB – Wissenschaftliche Taschenbücher). 281 S., 59 Abb., je Bd. 9,80 DM.

Für die vielfältigen Erscheinungsformen im Verhalten der Tiere, die bisher mehr deskriptiv erfaßt wurden, stellt Tembrock die Ursachen und Bedeutung fest und wendet auf sie die Gesetze der Informationsübertragung an. Nach einem kurzen Abriß der Forschungsgeschichte und einer ausführlichen Grundlagendiskussion werden die einzelnen chemischen, thermischen, elektrischen, mechanischen (Tangorezeption, Vibrations-Rezeption, akustische Rezeption) und visuellen Informationsübertragungen behandelt. Hierbei werden eine Vielzahl von Verhaltensbeobachtungen aus dem gesamten Tierreich berücksichtigt und unter Ausleuchtung der jeweiligen Informationsübertragung in die verschiedenen Kommunikationssysteme eingegliedert, gleichzeitig aber der Blick auf die vielen noch ungelösten Probleme in der Biokommunikation, diesem in der Verhaltensforschung eigenständigen Arbeitsgebiet, gelenkt. J. Lange, Stuttgart

Delany, M. J.: **The Ecology of small mammals.** Studies in Biology, No. 51. London: Edward Arnold 1975. 60 S. 1,90£.

Die Häufigkeit vieler Kleinsäuger (Nager und Insectivora), ihre Bedeutung in jedem Ökosystem auf dem Festland, und ihre Wichtigkeit als Schädlinge haben in zunehmendem Maße das Studium der Kleinsäuger an Bedeutung gewinnen lassen. Sie bilden ein geeignetes Untersuchungsgut für ökologische und populationsdynamische Untersuchungen. Auch der Amateur kann durch lokale und durch langfristige Materialsammlungen wissenschaftlich nutzbare Ergebnisse erzielen. Aus diesem Grund ist die knapp gefaßte, klar geschriebene Übersicht über Feld-Methoden, Auswertung, Fortpflanzungzyklen, Populationsdynamik und Habitatausnützung mit vielen praktischen Hinweisen eine sehr erwünschte Neuerscheinung, die auch als Einführung für Universitäts-Kurse gut geeignet ist. D. Starck, Frankfurt/M.

HANSSON, L.; NILSSON, B. (Eds.): **Biocontrol of Rodents.** Ecological Bulletins (früher: Bulletins from the Ecological Research Committee) Nr. 19. Stockholm: Swedish Natural Science Research Council 1975. 306 S., 35,– Skr.

32 bei einem Symposium im Mai 1974 in Lammi, Finnland, gehaltene Vorträge sind hier zusammengefaßt. Auf Übersichten über schädliche Nager, vor allem in den skandinavischen Ländern, folgen meist recht allgemeine Erörterungen der Möglichkeiten einer „Biokontrolle" etwa durch Veränderung des Habitats (GREEN und TAYLOR), durch Einführen eines Konkurrenten (TAYLOR), durch Pheromone (CHRISTIANSEN und DOVING) und die Einflüsse verschiedener Faktoren auf die Populationsdichte etwa von Freßfeinden (ERLINGE), Parasiten (WIGER) oder sozialer Mechanismen (MYLLYMÄKI). Neben den mehr praxisbezogenen Angaben finden sich biologisch interessante Passagen wie das Referat von HANSSON und ANDERSSON über das Zustandekommen von Massenvermehrungen bei Kleinnagern. Besonders nützlich sind auch die Literaturzusammenstellungen. J. NIETHAMMER, Bonn

STARCK, D.: **Embryologie.** Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. 3. neubearb. u. erweit. Aufl. Stuttgart: Georg Thieme. 704 S., 568 z. T. mehrfarb. Abb. u. Tab.-Anh. 148,– DM.

Die dritte, modernisierte Fassung dieses Standardwerkes vergleichender Embryologie liegt vor. Das Grundkonzept einer Zweiteilung wurde beibehalten. In einem allgemeinen Teil werden Themen wie Keimzellen und deren Bildung, Furchung, Gastrulation und Primitiventwicklung behandelt, sowie die Beziehungen zwischen Ontogenese und Phylogenese und die evolutive Bedeutung der Ontogenesetypen. Gegenstand des speziellen Teils ist die Entwicklung der Organsysteme.

Gegenüber der zweiten Auflage sind mehrere Kapitel überarbeitet. So wird zum Beispiel auf die endokrine Funktion der Leydigschen Zwischenzellen und deren Bedeutung bei der Androgen-Produktion hingewiesen. Im Bereich der Stoffwechselschäden wird ausführlicher auf das Thalidomid-Syndrom eingegangen. Neben diesen und anderen Zusätzen erscheinen 9 neue Abbildungen: Abb. 30, 31 (Keimzellen), Abb. 157, 158, 159 (Mißbildungen), Abb. 213, 214 (Eutheria-Furchung), Abb. 436, 488 (spezieller Teil). Andere Abbildungen sind teilweise umgezeichnet.

Der Wert dieses Buches besteht darin, daß die Embryologie des Menschen als ein Teil der allgemeinen biologischen Entwicklungsgeschichte gesehen und beurteilt wird. Es ist demzufolge für Mediziner und Zoologen gleichermaßen von Interesse. STARCK ist ein ausgezeichneter Kenner der Materie. Seine zahlreichen Publikationen auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte und nicht zuletzt seine zusammenfassende Darstellung über Ontogenese und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere (Hdb. Zool.) kennzeichnen ihn als herausragenden Sachkenner. Die kurze, präzise Darstellung, eindrucksvolle Abbildungen von hoher Qualität und ein umfangreicher Literaturnachweis machen dieses Buch für alle diejenigen unentbehrlich, die sich mit dieser Thematik in Forschung und Lehre auseinandersetzen. D. KRUSKA, Hannover

ROSSDALE, P. D.: **Das Pferd, Fortpflanzung und Entwicklung.** Übersetzt von H. GERBER. Basel, München: S. Karger 1974. VIII + 138 p., 157 fig., 2 Tab., 1 Farbtaf. 48,– DM.

Verfasser ist Tierarzt und ein guter Kenner von Fortpflanzungsbiologie und Zucht des Vollblutpferdes. Das knapp und verständlich verfaßte Buch wendet sich nicht an Spezialisten, sondern an alle, die mit Pferdezucht zu tun haben, und an Studenten der Veterinärmedizin. Es behandelt ausführlich Anatomie und Physiologie der Fortpflanzungsorgane, Brunst, Gameten, Deckakt, Gravidität, Geburt und Neugeborenenperiode. Besondere Kapitel behandeln pathologische Fragen (Unfruchtbarkeit, Abort, Parasiten) und die Fütterung des Pferdes. Wer nach dem Titel erwartet, das Buch würde auch über die Entwicklung im Sinne der Ontogenese berichten, sieht sich getäuscht. Embryologie ist nur insoweit berücksichtigt, als kurz über die Fruchthülle und die Körperform in Hinblick auf Altersbestimmungen berichtet wird. Einige terminologische Schnitzer („Eidotterplacenta" statt Dottersackplazenta) dürften dem Übersetzer anzulasten sein. Das Büchlein ist reich bebildert. Ausstattung und Qualität der Bilder sind hervorragend. D. STARCK, Frankfurt/M.

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. BAND · HEFT 2

APRIL 1976



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Verfielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 2, S. 65—136
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (2), 65—136 (1976)

Der Wasserhaushalt des Kleinen Igel-Tanrek (*Echinops telfairi* Martin, 1838)[1]

Von E. Kulzer und G. Koch

Aus dem Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie der Universität Tübingen — Arbeitsgruppe Physiologische Ökologie

Eingang des Ms. 3. 4. 1975

Igel-Tanreks gibt es auf Madagaskar in nahezu allen klimatischen Zonen (Herter 1962a; Gould und Eisenberg 1966). Von Mai bis Oktober (Südwinter) schlafen sie im Torporzustand in unterirdischen Höhlen (Herter 1962b). Die beiden Arten *Centetes ecaudatus* und *Setifer setosus* hat Kayser (1961) deshalb auch als „Winterschläfer" bezeichnet. Hildwein (1964, 1970) fand jedoch, daß für beide Arten Umgebungstemperaturen um 15° C bereits kritisch sind. In einer Untersuchung über die Temperaturregulation des kleinen Igel-Tanrek konnte Scholl (1974) durch telemetrische Registrierung ein tägliches Absinken der Körpertemperatur schon bei Außentemperaturen von 20—26° C nachweisen. Erst bei noch tieferen Umgebungstemperaturen (17°C) kann die allabendliche „spontane" Erwärmung des Körpers ausfallen und einer mehrtägigen Torporperiode weichen. Bei 15° C geht auch beim kleinen Igel-Tanrek die Fähigkeit zur Temperaturregulation schrittweise verloren; die vollständige Wiedererwärmung des Körpers gelingt nicht mehr ohne künstliche Wärmezufuhr. Bei 11° C entfällt jedes Anzeichen des spontanen Erwachens in den Abendstunden. Da hier jedoch erst der eigentliche Temperaturbereich des klassischen Winterschlafes beginnt, können die Tanreks nicht als Winterschläfer bezeichnet werden. Ihr circadian- und jahreszeitlich festgelegter Torpor entspricht eher dem Zustand der Aestivation (Hudson und Bartholomew 1964). Die Tanreks sparen dabei nicht nur an Energie, sie senken auch in erheblichem Maße ihren Wasserbedarf. Gerade dies ist eine wichtige Voraussetzung für ihre Ausbreitung in den Trockengebieten. Wir untersuchten aus diesem Grunde den Wasserhaushalt und prüften unter simulierten Freilandbedingungen ob und wie lange die Tanreks auch unter Trockenbedingungen ihren Wasserhaushalt ausgleichen können.

Material und Methoden

Vier adulte Igel-Tanreks (3 ♂♂ und 1 ♀) wurden einzeln in Käfigen (70×50×40 cm) bei Raumtemperaturen zwischen 22—25° C (Feuchte 30—60 %) und einem LD-Wechsel 12:12 oder unter Naturtagbedingungen gehalten. Sie erhielten täglich eine Diät aus Mehlkäferlarven, Wüstenheuschrecken, verschiedenem Obst und ein Vitaminpräparat. Trinkwasser stand unter normalen Versuchsbedingungen stets zur Verfügung. Die meisten Versuche wurden in einer Temperaturkammer durchgeführt. Die histologischen Schnitte stellten wir aus bouinfixiertem Material her. Urin und Kotproben wurden über 24 Stunden gesammelt; frische

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft. Herrn Direktor Dr. Neugebauer, Wilhelma Stuttgart, und Herrn Dr. Issel, Naturkundemuseum Augsburg, danken wir herzlich für die Überlassung von Versuchstieren. Für die Bestimmung der Elektrolyte und des Harnstoffs danken wir allen Mitarbeitern im Labor der Medizinischen Klinik der Universität Tübingen.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 65—76

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Proben erhielten wir von den ungestörten Tieren in der Regel in den Vormittagsstunden. Um Kot und Urin sicher voneinander zu trennen, wurden die Tanreks in zylindrische Drahtkäfige gesetzt; der Urin gelangte von hier aus in einen Glastrichter; der Kot wurde von einer Drahtspirale zurückgehalten. Wir bestimmten den Wassergehalt in frischem Kot (Trocknung bei 100° C bis Gewichtskonstanz) und berechneten daraus den Wasserverlust im 24-Stunden-Kot. Der Urin wurde in einem Auffanggefäß unter Paraffinöl gesammelt und bei 4° C bis zur Analyse aufbewahrt. Die Osmolarität wurde durch Kryoskopie (Osmometer von Knauer) ermittelt. Die Bestimmung der Elektrolyte erfolgte mit einem Flammenphotometer (Eppendorf), die Chlorid-Analyse durch potentiometrische Titration. Die Harnstoffmessungen wurden nach der BUN-Methode in einem Autoanalyzer (Technicon) vorgenommen. Im Zusammenhang mit dem O_2-Verbrauch bestimmten wir die Wasserverluste durch die Atmung und durch die Haut (Oxytest, Hartmann und Braun, Beckman Oxygen Analyzer Model G 2) in jeweils 1stündigen und 24stündigen Perioden (Luftdurchgang durch die Atmungsküvette 25 l/h). Atmungskammer und Trocknungsgefäße ($CaCl_2$) für die Atmungsluft standen in einem Temperaturschrank. Die bei der Atmung und bei der Verdunstung durch die Haut abgegebene Wassermenge wurde in zwei hintereinander geschalteten Trocknungsgefäßen aufgefangen und gewogen. Im Kontrollversuch wurde der restliche Wasserdampfgehalt der vorgetrockneten Luft ermittelt. Am Boden der Atmungskammer befand sich eine Schicht Paraffinöl, um Urin aufzufangen. Das Versuchstier konnte sich darüber auf einem Drahtgitter ungehindert bewegen. Die Messungen des pulmocutanen Wasserverlustes erfolgten in verschiedenen Temperaturbereichen. In einer mehrere Wochen dauernden Versuchsperiode erhielten die Tanreks bestimmte Futtermengen mit oder ohne Trinkwasser. Ihre Gewichtskurve sollte Aufschluß über den Wasserhaushalt unter Trockenbedingungen ergeben. Auf Einzelheiten der Methode wird an entsprechender Stelle genauer eingegangen (Abkürzungen: KT = Körpertemperatur, UT = Umgebungstemperatur).

Ergebnisse

Wasserverluste durch den Urin

Die Niere von *Echinops* hat eine ungelappte Oberfläche und eine auffallend lange Papille (Abb. 1). An die verhältnismäßig schmale Rindenschicht (ca. 1,7 mm) schließt sich eine breite Markzone an. Die Maße von 4 in Bouin fixierten Nieren (l × b × h) betragen im Mittel 13,7×7,9×9,1 mm. Die danach errechnete Nierengröße (Sperber 1944) beträgt 9,95 mm. Die gesamte Marklänge in den histologischen Schnitten (Schrumpfung ca. 20 %) liegt im Durchschnitt bei 6,5 mm. Danach ergibt sich eine relative Marklänge von 6,53 (Abb. 1). Durch Wechsel der Diät (mit und ohne Trinkwasser) wurde die Leistungsfähigkeit der Nieren und die Verteilung der Elektrolyte



Abb. 1. Medianer Längsschnitt durch die Niere von *Echinops telfairi*

Tabelle 1

Maximale und minimale Urinkonzentrationen bei Mehlwurmdiät ohne und mit Trinkwasser
aus 73 Einzelmessungen

Tier Nr.	max. Gefrierp. Erniedrigung °C	osmol/l	min. Gefrierp. Erniedrigung °C	osmol/l
1	— 8,88	4,78	— 1,10	0,59
2	— 8,80	4,77	— 3,71 +	2,00[1]
3	— 8,72	4,69	— 1,66	0,89
4	— 8,16	4,39	— 1,18	0,64

[1] Dieser Wert wurde bei den weiteren Berechnungen nicht berücksichtigt, da der Tanrek während der gesamten Versuchsperiode Trinkwasser verweigerte.

sowie der Harnstoffgehalt im Urin untersucht. In Tab. 1 sind die bei Mehlwurmdiät (ohne Trinkwasser) ermittelten höchsten Konzentrationen sowie die bei Mehlwurmdiät (mit Trinkwasser ad lib.) ermittelten niedrigsten Konzentrationen dargestellt.

Die bei allen 4 Tieren ermittelte durchschnittliche höchste *Harnstoffkonzentration* bei Mehlwurmdiät ohne Trinkwasser betrug 1606 mM/l, die durchschnittliche niedrigste Konzentration bei Mehlwurmdiät mit Trinkwasser ad lib. nur 240 mM/l (44 Urinproben).

Der *Elektrolytgehalt* des Urins zeigt große individuelle Unterschiede. Tier Nr. 3 erreichte nach Wasserentzug bei Mehlwurmdiät eine maximale Na^+ Konzentration von 240 mval/l. An der Gesamtosmolarität ist Na^+ mit 10,7 % beteiligt. Die höchste K^+ Konzentration nach Wasserentzug betrug 205 mval/l (Tier Nr. 2); dies entspricht bis 27 % der Gesamtosmolarität. Die Konzentration an Ca^{++} blieb unter allen Ernährungsbedingungen niedrig (0,7—3,2 mval/l). Die höchste Cl^- Konzentration erreichte Tier Nr. 3 mit 243 mval/l nach Wasserentzug. Der mittlere pH des Urins betrug 6,0 (Extreme bei verschiedenen Diätformen 5,0—9,3).

Die täglich abgegebenen *Urinmengen* schwanken ebenfalls individuell sehr stark. Tier Nr. 1 erreichte in einer Diurese (ausschließlich Früchteernährung und Trinkwasser) den Höchstwert von 11,3 ml/24 h. Das gleiche Tier schränkte die Urinabgabe bei Trinkwasserentzug auf 0,8 ml/24 h ein. Tier Nr. 2, das wochenlang Trinkwasser verweigerte, produzierte tägliche Urinmengen bis zu maximal 4,5 ml. Im Mittel betrugen die Urinmengen bei Trockendiät (nur Mehlwürmer) 2,0 ml/Tag, mit Trinkwasser ad lib. 2,8 ml.

Wasserverluste durch den Kot

Die täglich abgegebene Menge an Kot schwankt bei Mehlwurmdiät (mit und ohne Trinkwasser) zwischen 0,53—2,59 g und beträgt im Mittel 0,70 g (44 Proben). Der durchschnittliche Wassergehalt liegt während der Mehlwurmdiät mit Trinkwasser bei 67,2 % und nach Trinkwasserentzug bei 65 %. Es besteht somit kein wesentlicher Unterschied.

Der pulmocutane Wasserverlust

Der pulmocutane Wasserverlust wurde zunächst in einstündigen Versuchen bei Umgebungstemperaturen zwischen 19—35° C ermittelt. Alle Messungen erfolgten in der täglichen Ruhephase. Die Versuchstiere wurden aus den Laborkäfigen entnommen (UT 22—24° C) und in die Atmungskammer gebracht. Mit wenigen Ausnahmen paß-

ten sich die Tanreks sofort der neuen Umgebungstemperatur an und senkten bzw. steigerten ihre Körpertemperatur entsprechend der Umgebungstemperatur auf das jeweils niedrigste Schlafniveau. Nur in zwei Versuchen wurden die Tanreks aktiv. Umgebungstemperaturen zwischen 19—25° C entsprechen etwa den Umgebungstemperaturen in unterirdischen Bauten. Erwartungsgemäß stellte sich in diesem Bereich ein sehr niedriger Ruhe-Stoffwechsel ein. Bezogen auf den O_2-Verbrauch liegen die pulmocutanen Wasserverluste bei den niedrigen Schlaftemperaturen sehr hoch, was auf eine hohe Verdunstungsrate durch die Haut schließen läßt (Vortrocknung der Atmungsluft bis 30 %). Berechnet man aber die tatsächlichen Wasserverluste in g/Tag oder in % des Körpergewichtes, so werden die Unterschiede bei hohen und tiefen Körpertemperaturen (bzw. Umgebungstemperaturen) drastisch. Ein Anstieg der Körpertemperatur von 20—31° C führt mindestens zu einer Verdoppelung des pulmocutanen Wasserverlustes. Bei 33° Körpertemperatur wurde einer der Tanreks unruhig; er gab seine typische Schlafstellung auf und fing an, die Vorderpfoten und die Flanken einzuspeicheln. Ohne größere Bewegungsaktivität stieg daraufhin der Wasserverlust auf das 6fache des niedrigsten Wertes an. In Tab. 2 sind die Ergebnisse von 17 Versuchen dargestellt.

Um weiteren Aufschluß über den pulmocutanen Wasserverlust eines ganzen Hunger- und Dursttages zu erhalten, haben wir die Messungen auf 24 Stunden ausgedehnt. Die Tanreks erhielten weder Futter noch Trinkwasser. In der Regel verhielten sie sich unter diesen Bedingungen bis zu 14 Stunden völlig ruhig (Schlaftorpor bei 26° C Körpertemperatur) und blieben bis zu 8 Stunden wach. Da sie kein Futter vorfanden, war ihre Bewegungsaktivität gering. Der O_2-Verbrauch erreichte ebenfalls nicht die aus früheren Versuchen bekannten Maximalwerte. Er wurde nach der Registrierung stundenweise für den ganzen Tag berechnet und betrug: 8,82 ml/g (Maximum 1,07 ml/g/h in der Wachphase und Minimum 0,14 ml/g/h im Torpor). Die Messung des pulmocutanen Wasserverlustes ergab in 24 Stunden nur 1,494 g H_2O oder 1,1 % des Körpergewichtes. Bezogen auf einen mittleren O_2-Verbrauch von 0,367 ml/g/h (KT 26°) ergibt sich ein pulmocutaner Wasserverlust von 1,25 mg H_2O/ml O_2. Die realen pulmocutanen Wasserverluste der Tanreks liegen somit pro Tag bei anhaltenden Torporperioden (oder geringer Aktivität) und bei Umgebungstemperaturen zwischen 19—35° C zwischen 0,5—3 % des Körpergewichtes.

Tabelle 2

Pulmocutaner Wasserverlust im Zusammenhang mit dem O_2-Verbrauch bei verschiedenen Körpertemperaturen (KT) und entsprechenden Umgebungstemperaturen

Die Körpertemperatur wurde in der Achselhöhle mit einem Thermistor gemessen. PC = pulmocutaner Wasserverlust

KT ° C	O_2-Verbrauch ml/g/h	PC in mg H_2O/ml O_2	PC/Tag in mg (Mittel und Extreme)	PC/Tag in % d. Körpergewichtes	n
19—23 Lethargie	0,118	1,67	1063 (1752—504)	0,48	8
30—33 in Schlaf	0,318	1,26	2150 (2640—1772)	0,96	7
30—33 mäßig aktiv	0,807	1,17	5256 (6648—3864)	2,36	2

Die Unterschiede zwischen der Körpertemperatur und der Umgebungstemperatur waren meist geringer als 1° C

Ernährung — Wassergewinn und Wasserverluste

Die von *Echinops* täglich aufgenommene Futter- und Trinkwassermenge schwankt sehr stark; sie hängt von dem jeweiligen Fettdepot und der Länge der Torporperioden ab. Die Gewichtskurven sind dementsprechend unregelmäßig. In Tab. 3 haben wir die im Verlaufe einer Versuchsperiode ermittelten maximalen Futter- und Trinkwassermengen für alle 4 Versuchstiere zusammengestellt. Durchschnittlich beträgt die maximale Nahrungsaufnahme in 24 Stunden bei Mehlwurmdiät 6,18 % und bei Bananendiät 9,5 % des Körpergewichtes. Die Versuche zeigten, daß die Tanreks unter diesen optimalen Ernährungsbedingungen auch beträchtliche Trinkwassermengen zu sich nehmen.

Zur Deckung des gesamten Wasserbedarfes steht neben dem Trinkwasser der Wassergewinn aus der festen Nahrung bereit. Bei der Mehlwurmdiät besteht er aus dem Anteil an chemisch nicht gebundenen Wasser (59,7 %) sowie aus dem Oxydationswasser, das beim Abbau der Nahrungsstoffe entsteht. In mehrtägigen Versuchsperioden prüften wir den Wassergewinn bei Mehlwurmdiät sowie die gleichzeitig auftretenden Wasserverluste durch Urin und Kot. In Tab. 4 sind die Ergebnisse zusammen-

Tabelle 3

Maximale Futter- und Trinkwassermengen von 4 Versuchstieren im Verlaufe einer Versuchsperiode

Tier-Nr.	Maximale Futtermenge			Maximale Trinkwassermenge (ad lib.)		
	M (g)	Kg (g)	~ % d. Kg	ml H_2O	Kg (g)	% d. Kg
1	14,2	199	7,1	18,0	181	10
2	11,9	189	3,6	(verweigert Trinkwasser)		
3	11,5	212	5,4	10,0	208	4,8
4	9,5	161	5,9	10,8	155	6,9
	B (g)					
1	15,7	191	8,4			
4	18,3	170	10,6			

M = Mehlwürmer; B = Bananen; Kg = Körpergewicht

Tabelle 4

Wassergewinn und Wasserverluste bei Mehlwurmdiät mit und ohne Trinkwasser

Mittelwerte der täglichen Messungen

Tier Nr.	Futtermenge in g	Wassergewinn				Wasserverluste		Vers.-Dauer Tage
		freies Wasser ml	Oxydat. Wasser ml	Trinkwasser ml	Gesamt ml	Urin ml	Kot ml	
1	11,3	5,33	3,14	—	8,47	2,05	0,56	3
	8,5	4,19	2,34	9,1	15,63	4,45	0,60	9
2	13,8	5,38	3,95	—	9,33	2,24	0,74	21
3	12,1	4,41	3,48	—	7,89	2,78	0,84	6
	6,9	3,24	1,57	5,7	10,51	2,47	0,74	6
4	10,4	4,40	2,86	—	7,26	1,34	0,57	6
	8,9	4,20	2,46	4,7	11,36	2,60	0,58	7

Tabelle 5

Wassergewinn und Wasserverluste bei Bananendiät und im Hungerzustand

Berechnung nach Documenta Geigy 1960

Tier Nr.	Futtermenge in g	Wassergewinn				Wasserverluste		Vers.-Dauer Tage
		freies Wasser ml	Oxydat. Wasser ml	Trinkwasser ml	Gesamt in ml	Urin ml	Kot ml	
4	11,45	8,60	1,99	—	10,59	1,42	0,35	14
	7,9	5,93	1,37	1,45	8,75	2,80	0,66	5
2	—	—	—	—	—	1,06	0,26	17
3	—	—	—	1,73	1,73	1,55	0,10	12

gefaßt. Die Berechnung des Wassergehaltes von Mehlwürmern erfolgte nach einer Analyse von Vogel (1969).

Die tägliche Gewichtskontrolle ergab nach dem Trinkwasserentzug nur bei Versuchstier Nr. 1 einen erheblichen Gewichtsverlust. Alle anderen hielten ihr Körpergewicht während der Versuchsperioden weitgehend konstant. Nach dem Verlauf der Gewichtskurven kann bei den 3 Tanreks auf eine ausgeglichene Wasserbilanz geschlossen werden.

In einer zweiten Versuchsserie wurde der Einfluß einer Bananendiät (mit und ohne Trinkwasser) sowie einer mehrtägigen Hungerperiode (mit und ohne Trinkwasser) auf das Körpergewicht geprüft. In Tab. 5 sind die Futtermengen, Wassergewinn und Wasserverluste durch Urin und Kot zusammengefaßt.

Alle Versuche mit Bananendiät (mit und ohne Trinkwasser) führten zu einem langsamen Rückgang des Körpergewichtes, obwohl die zur Verfügung stehende Wassermenge für die Wasserbilanz sicherlich ausreichend war. Bananen sind somit keine vollwertige Nahrung für die Tanreks.

Im Hungerzustand sank das Körpergewicht bei Tier Nr. 2 nach 17 Tagen von 215 auf 190 g, bei Tier Nr. 3 von 195 auf 175 g. Auch im Hungerzustand können die Tanreks somit noch eine begrenzte Zeit ohne Trinkwasser auskommen.

Der Ausgleich des Wasserhaushaltes ist jedoch nur möglich, solange die Wasserverluste durch Urin und Kot sowie die pulmocutanen Verluste durch den Wassergewinn voll gedeckt werden. Dies kann unter Trockenbedingungen nur dann gelingen, wenn eine größere Nahrungsmenge aufgenommen wird. Zur Deckung der in den vorausgehenden Versuchen ermittelten Gesamtwasserverluste (Urin und Kot unter Trokkenbedingungen ca. 2,2 ml und pulmocutaner Wasserverlust ca. 1,5 ml/24 Std.) von mindestens 3,7 ml/Tag müßte eine Menge von ca. 5 g frischen Mehlwürmern gerade noch ausreichen. Sinkt die aufgenommene Nahrungsmenge darunter, so werden die Wasserverluste größer als die Einnahmen und das Körpergewicht muß absinken. In einem abschließenden Versuch sollte deshalb geprüft werden, ob und wie lange die Tanreks ihren Wasserbedarf allein aus der Insektennahrung decken können. Für diesen Versuch verwendeten wir 2 Tiere, die nach optimaler Fütterung (Mischfutter und Trinkwasser ad lib.) über 10 Tage nahezu konstante Körpergewichte aufwiesen. Beide Tanreks erhielten anschließend nur noch abgewogene Mengen von Mehlwürmern und Wüstenheuschrecken (Haltungstemperatur 20–28° C, rel. Feuchte 40–60 %, Normaltag). In Abb. 2 ist der Versuch mit Tier Nr. 1 graphisch dargestellt.

Schon in den ersten Tagen erfolgte ein Gewichtsrückgang. Nach dem 5. Versuchstag stabilisierte sich das Gewicht wieder bis etwa zum 16. Tag. Bis zu diesem Tag war der Nahrungskonsum sehr groß (> 10 g), so daß der Wasserbedarf bei vermin-

dertem Körpergewicht voll gedeckt werden konnte. Nach dem 16. Tag verloren die Tiere jedoch zunehmend an Appetit und ihre Nahrungsmengen wurden ständig kleiner. Das Körpergewicht fiel erneut. Am 31. Tag der Austrocknungsperiode haben wir den Versuch abgebrochen. Beide Versuchstiere waren stark abgemagert und konnten sich nicht mehr normal bewegen (Gewichtsverluste 14,8 und 24,5 % des Anfangsgewichtes). Nun wurde die Zeitspanne geprüft, die nötig ist, um während der Rehydration das ursprüngliche Körpergewicht wieder zu erlangen. Trinkwasser wurde in abgewogenen Mengen ad lib. angeboten und die Tiere vor und nach dem Trinken gewogen. Schon beim ersten Angebot trank das Tier Nr. 1 (Abb. 3) 13 ml in wenigen Minuten. Auch an den folgenden Tagen wurden in erstaunlich kurzer Zeit (je eine ununterbrochene Trinkperiode) zwischen 7—15 ml Wasser getrunken. Gleichzeitig stieg der Appetit der Tiere. Innerhalb von 15 Tagen erreichte das Körpergewicht wieder das Niveau des Ausgangswertes.

Vom 46. Versuchstag an wurde erneut das Trinkwasser entzogen, diesmal aber neben der abwogenen Menge an Insekten gleichzeitig Mischfutter aus frischem Obst angeboten. Die Tanreks nahmen das Mischfutter gierig als Wasserersatz und verzehrten täglich ca. 75 % der angebotenen Menge. Eine Wägung war wegen der Austrocknung der Früchte im Verlaufe des Tages nicht möglich. Das Körpergewicht stieg unter diesen Bedingungen weiter an und überschritt sogar noch das Anfangsgewicht.

Abb. 2. Austrocknung und Rehydration eines Igel-Tanreks (58 Tage): I—IV Versuchsperioden; I Mischfutter-Ernährung mit Trinkwasser; II Ernährung mit Mehlwürmern und Heuschrecken ohne Trinkwasser; Nahrungsmengen als senkrechte Säulen; III Rehydration; Insektennahrung und Trinkwasser ad lib.; Trinkwassermengen als gestrichelte Säulen; IV Mischfutter (Früchte und Insekten); nur die Insektenmenge als senkrechte Säulen. Abkürzungen: Gew. = Körpergewicht in g



Abb. 3. Unmittelbar nach der Austrocknungsperiode trinkt der abgemagerte Tanrek auf einmal bis zu 10 % seines Körpergewichtes.

Diskussion

Die nächtliche Lebensweise der Tanreks macht den Einsatz von Körperwasser zur Verdunstungskühlung unnötig. Temperaturregulation und Wasserhaushalt sind dadurch weitgehend entkoppelt. Der eigentliche Streßfaktor ist die Trockenheit des Lebensraumes. Aus diesem Grunde müssen Lebensweise und Organfunktion auf äußerste Sparsamkeit mit Wasser eingerichtet sein. Ein Vergleich mit anderen Wüstentieren (Zusammenfassungen bei Schmidt-Nielsen 1964; Chew 1965; Bartholomew und Dawson 1968; Mac Millen 1972; Dawson 1973; Hudson 1973; Borut und Shkolnik 1974) soll den Anpassungsgrad dieser wahrscheinlich ältesten Vertreter der Insektivoren zeigen.

1. Viele der nächtlich und unterirdisch lebenden Säugetiere der Wüste besitzen die Fähigkeit, stark konzentrierten Urin zu produzieren und dadurch die für die Exkretion notwendige Wassermenge drastisch zu reduzieren. Die histologische Untersuchung der Tanrek-Niere zeigte eine bis zum Ureter reichende Papille. Nach der errechneten relativen Marklänge (6,5) müßte die Konzentrierungsleistung noch erheblich besser sein als bei Hunden, Katzen oder Ratten. Die nach Trinkwasserentzug ermittelte maximale Urinkonzentration von 4654 mosm/l entspricht dieser Nierenstruktur; sie wird noch von einigen Wüstennagetieren und vom Wüstenigel *(Hemechinus auritus)* übertroffen (Chew 1965; Mac Millen 1972; Borut und Shkolnik 1974). Versuche, in denen die Tanreks Trinkwasser und Früchte ad lib. erhielten, zeigten auch die Fähigkeit, einen sehr stark verdünnten Urin zu produzieren (591 mosm/l). Die Konzentration der Elektrolyte folgte im wesentlichen der Gesamtkonzentration des Urins. Die Konzentrierung von Harnstoff nach ausschließlicher Insektenernährung entspricht mit 1606 mM fast genau der Nierenleistung insektivorer Fledermäuse (Carpenter 1969); im gleichen Bereich liegt die Harnstoffkonzentration der in den nordamerikanischen Wüsten lebenden insektivoren Grasshopper mouse (Schmidt-Nielsen und Haines 1964) und einiger anderer Wüstennagetiere (Mac-Millen 1972), die jedoch nicht vom Trinkwasser bzw. frischer pflanzlicher Nahrung unabhängig geworden sind. In keinem Falle erreichten die Tanreks die von Wüstenspringmäusen (Schmidt-Nielsen et al. 1948) erzielten extremen Harnstoffkonzentrationen von 3840 mM. Der Wassergehalt des Kotes von *Echinops* entspricht auch bei Trinwasserentzug dem von anderen Kleinsäugetieren (65—67 %). Hier liegt keine Anpassung an die Trockenbedingungen vor.

2. Die an die Lebensbedingungen der Wüste hervorragend angepaßten Springmäuse der Familie Heteromyidae schränken ihren Wasserverlust auch über die Atemwege ein (Schmidt-Nielsen et al. 1970; Church 1969). Sie erreichen dies durch einen Gegenstrom-Wärmeaustauschmechanismus in den Schleimhäuten der Nasenhöhle. Der pulmocutane Wasserverlust von *Echinops* ist dagegen besonders groß (1,26 mg H_2O/ml O_2 bei Körpertemperaturen von 30—33° C und einem Ruhestoffwechsel von 0,318 ml O_2/g/h); er übertrifft noch die entsprechenden Werte von Ratten. Von einer Anpassung an die Trockenbedingungen kann keine Rede sein. Eine Sparmaßnahme zeigt sich aber, sobald die Tanreks in ihre tägliche Lethargie verfallen und ihre KT bis auf das Niveau der UT im Schlafquartier senken. Während der Lethargieperiode (KT ca. 22° C) sinkt der pulmocutane Wasserverlust mengenmäßig um mindestens 50 %, oftmals noch erheblich tiefer. In gleicher Weise erniedrigen auch die nordamerikanischen Kaktusmäuse *(Peromyscus eremicus)*, die während der Sommermonate in Ästivation übergehen, ihre Wasserverluste (Mac Millen 1965). Eine erhebliche Verminderung des pulmocutanen Wasserverlustes von *Echinops* während der Dauerlethargie in der Trockenzeit liegt auf der Hand. Die Fähigkeit der Tanreks den Sollwert der Körpertemperatur unter bestimmten Bedingungen der Umgebungstemperatur anzugleichen und nur während der Aktivitätsphase eine mäßig hohe Körpertemperatur bzw. Stoffwechsel anzusteuern, kann als eine Voraussetzung für das Eindringen in Trockengebiete gedeutet werden. Den physiologischen Funktionen wurde erst später der örtliche circadiane und jahreszeitliche Rhythmus aufgeprägt. Eine Parallele bietet sich in der Deutung des Winterschlafes der Chiropteren an (Kulzer 1970, 1973).

3. In Beziehung zu den Wassersparmaßnahmen steht auch die Fähigkeit, einen hohen Grad an Austrocknung des Körpers zu überleben und eventuell den Wasserhaushalt mit dem Wassergewinn aus der festen Nahrung im Gleichgewicht zu halten. Verschiedene Nagetiere (Zusammenfassung bei Borut und Shkolnik 1974) überleben monatelange Trockenzeiten; sie benötigen weder Trinkwasser noch frische pflanzliche Kost. Sie säugen ihre Jungen ohne jemals selbst Trinkwasser aufgenommen zu haben (Kulzer 1972). Der Nachweis, daß auch carnivore und insektivore Wüstennagetiere ohne Trinkwasser ihren Wasserhaushalt im Gleichgewicht erhalten können, gelang Schmidt-Nielsen und Haines (1964) bei *Onychomys torridus*. Hier reichte der hohe Wassergehalt von frischem Lebergewebe aus, um das Körpergewicht über 2 Wochen konstant zu erhalten. Wurde der Wassergehalt der Nahrung vermindert, erfolgte sofort ein Gewichtsrückgang. Auf die großen und periodischen Gewichtsschwankungen von *Echinops* hat bereits Herter (1963) hingewiesen. Im Verlaufe von Austrocknungsperioden nahmen unsere Tanreks in der Regel an Gewicht ab. Einige Tage nach dem Trinkwasserentzug folgte jedoch meist eine Gewichtsstabilisierung, bis der Appetit auf Mehlwürmer und Heuschrecken nachließ. Von diesem Zeitpunkt an war auch der Wasserhaushalt gestört. Nach etwa einem Monat Trinkwasserentzug und ausschließlicher Insektenernährung verloren 2 Tanreks bis zu 25 % ihres Anfangsgewichtes (Anfangsgewichte lagen unter dem Maximalgewicht der Art). Ihr Zustand erschien so kritisch, daß wir erneut Trinkwasser anboten. Die Austrocknungstoleranz der Tanreks ist somit geringer als die von verschiedenen Wüstennagetieren (McManus 1972). Im Anschluß an eine Durstperiode tranken die Tanreks jedoch in wenigen Minuten erneut eine große Wassermenge (bis zu 18 ml oder 10 % ihres Körpergewichtes). Der Appetit stieg erneut, so daß nach einigen Tagen auch das Körpergewicht wieder steil anstieg. Es gibt hierfür nur wenige Vergleichswerte: die Wüstenspringmaus *Jaculus jaculus* trinkt nach einer Trockenperiode in wenigen Minuten 4—5 % des Körpergewichtes; die Stachelmäuse *Acomys cahirinus* und *A. russatus* entsprechen dem Igel-Tanrek mit 11,4 und 9,3 % ihres Körpergewichts (Borut

und SHKOLNIK 1974; SHKOLNIK und BORUT 1969). Tiere, die auf Trinkwasser oder auf frisches pflanzliches Nahrungsmaterial nicht verzichten können, die aber in der Lage sind, rasch eine große Wassermenge aufzunehmen und damit wieder in sparsamer Weise umzugehen, können auch in Trockengebieten zeitweilig überleben. Für *Echinops* reicht dann eine tägliche Mehlwurmmenge von 6—10 % des Körpergewichtes (ca. 140 Mehlwürmer) und der entsprechende Wassergewinn zur Deckung der Wasserverluste unter den Laborbedingungen zunächst aus. Eine kritische Periode tritt jedoch ein, wenn die tägliche Nahrungsmenge unter ca. 3 % des Körpergewichtes abfällt. Das Gewicht der Tiere sinkt dann rasch ab. Eine kurzfristige Trinkwasserzufuhr, aber auch der hohe Wassergehalt von Früchtenahrung genügen, um schon nach wenigen Tagen einen erneuten Trinkwasserentzug zu überleben.

Der kleine Igel-Tanrek zeigt somit zwar einen Komplex von spezifischen Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen, die im Dienste seines angespannten Wasserhaushaltes stehen, seine physiologische Adaptation an den trockenen Lebensraum entspricht aber noch nicht dem Grad der Anpassung der unter extremen Trokkenbedingungen lebenden Wüstennagetiere. Sie reicht noch nicht aus, um den Wasserhaushalt von der Zufuhr von Trinkwasser oder wasserreicher pflanzlicher Nahrung gänzlich unabhängig zu gestalten.

Zusammenfassung

Untersucht wurde die Nierenstruktur, der Wasserhaushalt und die Frage, ob und wie lange der kleine Igel-Tanrek *(Echinops telfairi)* bei Insektenernährung sein Wassergleichgewicht erhalten kann. Die Größe der Tanrek-Niere beträgt 9,55 mm, die relative Marklänge 6,5. Die bei Insektendiät (Mehlwürmer und Heuschrecken) ohne Trinkwasser erzielte höchste Urinkonzentration beträgt 4780 mosm/l, die höchste Harnstoffkonzentration 1606 mM/l. Unter Trockenbedingungen steigt die Konzentration der Elektrolyte (Na^+ 240 K^+ 250 und Cl^- 243 mval/l). Der pH des Urins schwankt zwischen 5,0—9,3. Die Urinmenge sinkt bei Trinkwasserentzug bis auf 0,8 ml/Tag; bei Trinkwasser ad lib. steigt sie bis 11,3 ml/Tag. Die täglichen Wasserverluste mit dem Kot liegen zwischen 65—67 % des Frischgewichtes. Der pulmocutane Wasserverlust beträgt bei Körpertemperaturen von 30—33° und entsprechender Umgebungstemperatur im Durchschnitt 1,26 mg H_2O/ml O_2 (mittlerer O_2-Verbrauch 0,318 ml/g/h); dies entspricht 0,96 % des Körpergewichtes/Tag. In tiefer Schlaflethargie (Körpertemperaturen 19—23°) wird die Menge des pulmocutanen Wasserverlustes mindestens halbiert (0,48 % des Körpergewichtes/Tag). Bei nur mäßig aktiven Tanreks steigt der pulmocutane Wasserverlust bereits sechsfach an. Die von *Echinops* täglich aufgenommene Futter- und Trinkwassermenge schwankt erheblich. Optimale Nahrungsmengen liegen bei 6,18 % des Körpergewichtes/Tag (Mehlwurmdiät) bzw. 9,5 % (Bananendiät). Der Wassergewinn aus der Nahrung/Tag (mit oder ohne Trinkwasser) variiert zwischen 7—15 ml. Die Wasserverluste (Urin, Kot, pulmocutan) sind bei dieser Nahrungsmenge selbst bei Trinkwasserentzug mindestens einige Tage geringer als der Wassergewinn; das Körpergewicht der Tanreks bleibt konstant oder steigt sogar noch an. Bananendiät reicht über längere Zeit nicht als vollwertige Nahrung aus. Im Hungerzustand können die Tanreks mit geringen täglichen Gewichtsverlusten mindestens zwei Wochen überleben. Bei optimaler Ernährung mit Insekten (ohne Trinkwasser) sinkt nach wenigen Tagen das Körpergewicht; es stabilisiert sich aber wieder bis mindestens zum 16. Tag. Der Wasserhaushalt bleibt bis zu diesem Zeitpunkt im Gleichgewicht. Erst wenn der Appetit nachläßt, sinkt auch das Körpergewicht (um ca. 25 % des Anfangsgewichtes). Unmittelbar nach einer Austrocknungsperiode trinken die Tanreks bis zu 18 ml Wasser (10 % ihres Körpergewichtes). Ihre Rehydration gelingt in wenigen Tagen. Trotz der spezifischen Verhaltensweisen und physiologischen Reaktionen erreichen die zu den primitivsten Insektivoren zählenden Igel-Tanreks noch nicht den Anpassungsgrad der unter extremen Trockenbedingungen lebenden Wüstennagetiere.

Summary

Water economy in the small hedgehog tenrec, Echinops telfairi (Martin)

Renal structure and water relations in the tenrec *Echinops telfairi* from Madagascar were studied. The mean kidney size is 9.55 mm, the factor of relative medullary thickness is 6.5.

The maximum urine concentration (4780 mosm/l) was measured during a diet of mealworms *(Tenebrio)* and desert locusts *(Schistocerca)* without drinking water. The maximum urea concentration was 1606 mM/l. During a period of dehydration the concentrations in urinary electrolytes rose (Na^+ 240, K^+ 205, Cl^- 243 mval/l). The pH varied between 5.0—9.3. During dehydration the urine volume decreased to 0.8 ml/day and rose to 11.3 ml/day with drinking ad lib. The feacal water loss was 65—67 % of fresh weight of faeces. The mean pulmocutaneous water loss at body temperatures from 30—33° C amounted to 1.26 mg/ml O_2 (mean oxygen consumption 0.318 ml/g/h), which is equivalent to 0.96 % of body weight/day. During the circadian lethargy (T_b 19 — 23° C) the quantity of pulmocutaneous water loss was less than 0.5 % of body weight/day. In active tenrecs it rose at least sixfold above the loss of lethargic animals. The daily quantity of food and drinking water varied considerably. Optimal quantities correspond to 6.2 % of body weight with insect diet and 9.5 % with banana diet. The gain of water/day varied between 7—15 ml. The water loss/day during optimal conditions (excluding drinking water) was less than the gain. The body weight remained constant or even increased. A diet of bananas did not provide the food requirements for a long time. During a period of starvation the tenrecs survived at least two weeks with small daily weight loss. A diet of insects finally led to strong dehydration. After an initial decrease, body weight was stabilized for about 16 days. When the tenrec lost appetite the body weight descreased by an amount of 25 % of initial weight. Immediately after dehydration the tenrecs ware able to drink 18 ml or 10 % of their body weight. For rehydration only a few days were required. The tenrec, which is one of the most primitive Insectivores does not reach the degree of adaptation of typical desert rodents inspite of many specific behavioural and physiological reactions.

Literatur

Bartholomew, G. A.; Dawson, W. R. (1968): Temperature regulation in desert mammals. In: Brown, G. W. Jr. (Ed.), Desert Biology. Vol. I. New York, London: Academic Press.

Borut, A.; Shkolnik, A. (1974): Physiological adaptations to the desert environment. In: Guyton, A. C.; Horrobin, D. (Ed.), Vol. ed. Robertshaw. (Ed.). MTP Intern. Rev. of Science, Environmental Physiology, Physiol. ser. One, Vol. 7. London, Baltimore: Butterworth Univers. Park Press.

Carpenter, R. E. (1969): Structure and function of the kidney and the water balance of desert bats. Physiol. Zool. **42**, 288—302.

Chew, R. M. (1965): Water metabolism of mammals. In: Mayer, W.; Gelder, R. van, Physiological Mammalogy II, Mammalian reactions to stressful environments. New York, London: Academic Press.

Church, R. L. (1969): Evaporative water loss and gross effects of water deprivation in the kangaroo rat, *Dipodomys venustus.* J. Mammal. **50**, 514—523.

Dawson, T. J. (1973): Primitive mammals. In: Whittow, G. C. (Ed.), Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. III, Special Aspects of thermoregulation. New York, London: Academic Press.

Gould, E.; Eisenberg, J. F. (1966): Notes on the biology of the Tenrecidae. J. Mammal. **47**, 660—686.

Herter, K. (1962a): Über die Borstenigel von Madagaskar (Tenrecinae). Sitzber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (N. F.) **2**, 5—37.

— (1962b): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae). 1. Über Temperaturregulierung und Aktivitätsrhythmik bei dem Igeltanrek *Echinops telfairi* Martin. Zool. Beitrg. (N. F.) **7**, 239—292.

— (1963): Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenrecinae), 2. Über das Verhalten und die Lebensweise des Igeltanreks *Echinops telfairi* Martin in Gefangenschaft. Zool. Beitrg. **8**, 125—165.

Hildwein, G. (1964): La dépense d'énergie minimale de deux Insectivores de Madagascar en hibernation profonde au cours de l'été boréal. C. R. Acad. Sc. Paris **259**, 2009—2011.

— (1970): Capacités thermorégulatrices d'un mammifère insectivore primitif, le Tenrec; Leurs variations saisonnières. Arch. Sci. Physiol. **24**, 55—71.

Hudson, J. W.; Bartholomew, G. A. (1964): Terrestrial animals in dry heat: estivators. In: Dill, D. B. (Ed.), Handb. Physiol. Sec. 4, Adaptation to the environment. 541—550. Washington, D. C.: Amer. Physiol. Society.

— (1973): Torpidity in Mammals. In: Whittow, G. C. (Ed.), Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. III, Special aspects of thermoregulation. New York, London: Academic Press.

Kayser, Ch. (1961): The physiology of natural hibernation. Oxford, London, New York, Paris: Pergamon Press.
Kulzer, E.; Nelson, J. E.; McKean, J. L.; Möhres, F. P. (1970): Untersuchungen über die Temperaturregulation australischer Fledermäuse (Microchiroptera). Z. vergl. Physiol. **69**, 426—451.
Kulzer, E. (1972): Temperaturregulation und Wasserhaushalt der Sandratte *Meriones crassus* Sund. 1842. Z. Säugetierkunde **37**, 162—177.
— (1973): Winterschlaf – ein ökologisch-physiologisches Problem. Praxis der Naturwiss. **22**, 29—38.
McManus, J. J. (1972): Water relations and food consumption of the mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. Comp. Biochem. Physiol. **43A**, 959—967.
Mac Millen, R. E. (1965): Aestivation in the cactus mouse *Peromyscus cremicus*. Comp. Biochem. Physiol. **16**, 227—248.
— (1972): Water economy of nocturnal desert Rodents. In: Maloiy, G. M. O. (Ed.), Comparative Physiology of Desert Animals. Symp. Zool. soc. London No. **31**, London: Acad. Press.
Mac Millen, R. E.; Baudinette, R. V.; Lee, A. K. (1972): Water economy and energy metabolism of the sandy inland mouse, *Leggadina hermannsburgensis*. J. Mammal. **53**, 529—539.
Schmidt-Nielsen, B.; Schmidt-Nielsen, K.; Browkaw, A; Schneidermann, H. (1948): Water conservation in desert rodents. J. Cell. Comp. Physiol. **32**, 331—360.
Schmidt-Nielsen, K. (1964): Desert animals: physiological problems of heat and water. London: Oxford Univ. Press.
Schmidt-Nielsen, K.; Haines, H. B. (1964): Water balance in a carnivorous desert rodent, the grasshopper mouse. Physiol. Zool. **37**, 259—265.
Schmidt-Nielsen, K.; Hainsworth, F. R.; Murrish, D. E. (1970): Counter current heat exchange in the respiratory passages: effect on water and heat balance. Resp. Physiol. **9**, 263—276.
Scholl, P. (1974): Temperaturregulation beim madegassischen Igeltanrek *Echinops telfairi* (Martin, 1838). J. comp. Physiol. **89**, 175—195.
Shkolnik, A.; Borut, A. (1969): Temperature and water relations in two species of spiny mice *(Acomys)*. J. Mammal. **50**, 245—255.
Sperber, J. (1944): Studies on the mammalian kidney. Zool. Bidrag fran Uppsala **22**, 252 bis 431.
Vogel, V. B. (1969): Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Fledermäusen *(Rhinopoma, Rhinolophus* und *Myotis)*. Z. vergl. Physiol. **64**, 324—345.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. E. Kulzer und G. Koch, Universität Tübingen, Institut für Biologie III, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1

Nicht-reproduktives Verhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820 im raum-zeitlichen Bezug [1] [2]

Eine quantitative Analyse

Von H. Sprankel und K. Richarz

Zentrum für Neurologie (Neuropathologie) und Tierhaus des Fachbereichs Biologie, Justus-Liebig-Universität, Gießen

Eingang des Ms. 14. 4. 1975

1. Einleitung

Die Forderung nach einer erneuten ethologischen Untersuchung von *Tupaia glis* unter Gefangenschaftsbedingungen entstand im Rahmen neurobiologischer Experimente an dieser Spezies, die möglichst viele ohne Störung der Tiere ablesbare, also allein durch Beobachtung zu gewinnende, quantifizierte physiologische Parameter als Grundlage benötigte. Trotz einer relativ guten Kenntnis einzelner Arten der Familie der *Tupaiidae*, deren starkes wissenschaftliches Interesse überwiegend auf ihrer umstrittenen phylogenetischen und systematischen Einordnung am Fuße der Ordnung der Primaten beruht (vgl. Thenius und Hofer 1960; D'Souza a. Martin 1974, hier weitere Literaturangaben), erwiesen sich diesbezügliche frühere Untersuchungen (Sprankel 1961a; Sorenson und Conaway 1964; Conaway und Sorenson 1966; Sorenson und Conaway 1966, 1968; Martin 1968; Sorenson 1970) für diese Zwecke als unzureichend. Mit ihrem Schwerpunkt in der Fortpflanzungsbiologie geben sie ohnehin eine Situation wieder, die bei der Verwendung als Versuchsträger nicht die vorwiegende ist. Die hierbei aus obigen Gründen und wegen ihrer Kleinheit in sie gesetzten Erwartungen haben die Tiere in Anbetracht ihrer leichten Streßbarkeit und der Unmöglichkeit, sie über mehrere Generationen in nennenswertem Umfang zu züchten, im Vergleich mit herkömmlichen Labortieren, nur unvollkommen erfüllt (Schwaier 1973). Hieran anknüpfend hat die Verwendung von *T. glis* bzw. *belangeri* in der Streßforschung (Autrum und v. Holst 1968; v. Holst 1969, 1972a, 1972b, 1972c, 1973, 1974) neue wesentliche Einsichten erbracht.

Obwohl also bedauerlicherweise die Versorgung aus freier Wildbahn noch fast die Regel ist, steigt die Zahl der Laboruntersuchungen mit Tupaias rapid an (vgl. Elliot 1971). Zwar konnten wesentliche Fortschritte bei der Laborhaltung und bei der experimentellen Technik erreicht werden (Schwaier 1974a, 1974b); ein korrespondierender Kenntnisstand in der ethologischen Grundlagenforschung ist indessen nicht erreicht. So sind zum Beispiel die Ergebnisse bei experimentellen Untersuchungen zur circadianen Periodik von *Tupaia* (Hoffmann 1969, 1971) zur Zeit noch nicht befriedigend ausdeutbar.

Gestützt auf die bereits vorliegenden und oben zitierten Erfahrungen wurde auf

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 47, Virologie; Professor Dr. Rott, Gießen).

[2] Herrn Professor Dr. B. Rensch, Münster, zum 75. Geburtstage in Verehrung gewidmet.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 77—101

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

ein breiteres Untersuchungsgut zugunsten einer möglichst genauen Kenntnis von nur wenigen Individuen verzichtet. Sowohl für die Grundlagenforschung, als auch für die experimentelle Biomedizin versprach eine Untersuchung der Elemente des nichtreproduktiven Verhaltens in ihrem raumzeitlichen Ablauf weiterführende Einsichten, bzw. den Anfall leicht erfaßbarer standardisierter Bezugsgrößen.

Für das von uns gewählte Vorgehen folgten wir in der Terminologie neben Eibl-Eibesfeldt (1972) vorzugsweise Tembrock (1971a, 1971b, 1971c, 1972, 1973). In Anbetracht des Übergreifens von Begriffsinhalten, kann im Text auf einen spezifizierten Verweis verzichtet werden.

2. Material und Methoden

2.1. Material

Für die Untersuchungen standen uns 35 Tupaias zur Verfügung. 21 Tiere waren als Wildfänge vom MPI für Hirnforschung, Frankfurt, über Bangkok bezogen worden. 5 Tiere stammten aus der Frankfurter Nachzucht, 9 weitere wurden in Gießen geboren.

In der Systematik folgen wir Fiedler (1956), Hill (1960), Napier und Napier (1970) und Chiarelli (1972). Die eventuelle Einordnung aufgrund des grau-olivfarbenen Rückens, der Zahl der Zitzen und der Herkunft aus einem nördlichen Verbreitungsgebiet zur Subspezies *T. g. belangeri,* die bei Lyon (1913) der Spezies *T. belangeri* entspräche (vgl. Martin 1968; Schwaier 1973; Kuhn und Schwaier 1973), sollte bis zu einer erneuten systematischen Bearbeitung der *Tupaiinae* offen bleiben (vgl. Hasler und Sorenson 1974).

2.2. Haltung

Wir halten unsere Tupaias in Stahlrahmen-Käfigen von 82 × 59 × 92 cm Größe. Diese sind allseitig mit verzinktem, punktgeschweißtem Draht von 2 cm Maschenweite bespannt. Kot, Urin und Abfälle sammeln sich auf einem Zinkblech unterhalb des Bodengitters. Die Seitenwände des Käfigs laufen in Stahlschienen und sind gegen Acrylglasscheiben bzw. Sichtblenden austauschbar. Die zweigeteilte Vorderwand kann im oberen Teil als Tür geöffnet werden; eine schmale über dem Boden durchlaufende Plexiglasklappe erlaubt schnelles Reinigen und Einbringen des Futters. Das Käfiginventar besteht aus einem mehrgabeligen Ast (Abb. 1), zwei auf dem Boden liegenden, sich überkreuzenden halbrunden Fichtenhölzern, die als Laufstege bevorzugt werden und zwei Schlafkisten aus Spanplatten. Eine auf dem Käfigboden dient gleichzeitig als erhöhter Freßplatz, die zweite außerhalb angebrachte ist für die Tiere über einen Alluminiumstutzen erreichbar und durch einen Schieber zu separieren.

Die Temperatur liegt bei 25 ± 1° C, die relative Luftfeuchtigkeit bei 35 ± 5 %. Nach der abendlichen Käfigreinigung steigt sie kurzzeitig auf 60 %. Zusätzlich zu dem einfallenden Tageslicht wird der Tierraum von 8.00—18.00 Uhr konstant künstlich beleuchtet. Die Tiere erhalten ihr Futter morgens um 7.30 Uhr in einer Portion. Gefüttert wird regelmäßig mit einer breiten Auswahl an Obst, zeitweise mit Salat, Zwiebeln und Eiern sowie täglich mit Fleisch (Katzenfutter in Dosen). Zur Erweiterung des Nahrungsspektrums reichen wir den Tieren in unregelmäßigen Abständen Insekten, Fische und Schnecken.

Nach Abschluß dieser Untersuchungen wurden die Tiere auf Altromin *Tupaia*-Diät Nr. 7 umgestellt. Eine Publikation über den Einfluß solchen Wechsels auf das stoffwechselbedingte Verhalten ist in Vorbereitung.

2.3. Beobachtungsmethoden

Der Protokollant saß außerhalb des Käfigraums und beobachtete durch eine in der Tür des Tierstalls eingelassene kleine Glasscheibe.

Eingeteilt nach Funktionskreisen (Tembrock 1971) wurden folgende Verhaltensweisen registriert[3]:

1. Allgemeine Bewegungsformen: Laufen, Klettern, Springen.
2. Stoffwechselbedingtes Verhalten: Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme, Defäkieren, Urinieren, Ruhe, Rekelbewegungen (Strecken und Gähnen).

[3] Die Befunde zu den Funktionskreisen 4 bis 6 werden gesondert veröffentlicht.

3. Komfortbewegungen: Sichkratzen, Belecken, Sichputzen, Abwischen der Schnauze am Substrat.
4. Territoriales Verhalten: Markieren.
5. Fortpflanzungsverhalten: Sexualverhalten (sexuelle Begegnung, ritualisierte Kämpfe, Treiben, Koitus).
6. Kommunikatives Verhalten: Intraspezifische Kommunikation (social grooming, Appetenz zum gemeinsamen Ruhen).

Die jeweiligen Häufigkeiten wurden in in 5-Minuten-Intervalle unterteilte Strichlisten, erweitert durch Symbole, erfaßt. Dauerte eine Verhaltensform länger als eine Minute, so wurde sie erneut protokolliert, um Häufigkeit und/oder Zeitdauer transparent zu machen. Alle Verhaltensformen mit Ausnahme des Funktionskreises „Allgemeine Bewegungsformen", gingen mit Ortsangaben in das Protokoll ein.

Bei den Kletterästen (Abb. 1) wurde die Einteilung in Abschnitte der alphabetischen Reihenfolge nach nicht willkürlich gewählt; die ergab sich vielmehr durch natürliche „Landmarken", gebildet von den Verzweigungen. Weiterhin wurden Ruhezeiten und Trinkdauer gestoppt und die Art des aufgenommenen Futters registriert.

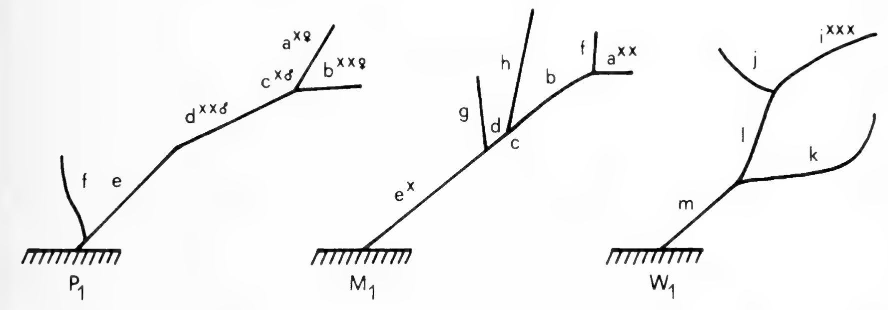


Abb. 1. Schemata der Kletteräste des integrierten Paares P_1, des solitären ♂ M_1 und ♀ W_1 (Kleine Buchstaben = Astabschnitte, x = 1. Kotplatz, xx = 1. Ruheplatz)

Bei dieser komplexen Art des Protokollierens konnten zwangsläufig die zahlreichen und auf ihren ethologischen Bezug teilweise eingeordneten Lautäußerungen (Sprankel 1961a; Kaufmann 1965; Martin 1968; Hasler und Sorenson 1974) keinen Eingang finden. Abgesehen von der reproduktiven Phase gehen sie überwiegend von bestimmten Reizkonstellationen der Umwelt aus, dienen dann der Stimmungsübertragung oder sind Signale im diffugen Status. In der nichtreproduktiven Phase jedenfalls stehen Lautäußerungen wohl kaum im Dienste der Gruppenbindung.

Der Beobachtungszeitraum betrug 10 Stunden, von 8.00 bis 18.00 Uhr. Grundsätzlich wurden 5 Stunden pro Tag zusammenhängend protokolliert (alternierend von 8.00 bis 13.00 Uhr und von 13.00 bis 18.00 Uhr). Zur Absicherung der Ergebnisse und der Verfolgung von Erstbegegnungen erstreckte sich die Beobachtungsdauer zuweilen über 10 Stunden. Von den folgenden Tieren wurden jeweils Protokolle über mindestens 100 Stunden angefertigt:
P_1 (Paar), M_1 (einzeln gehaltenes ♂), W_1 (einzeln gehaltenes ♀), P_2 (Paar, gebildet aus M_1 und W_1), T_1, T_2, T_3; ♂ 431, ♂ 353, ♀ 442, ♀ 350 (drei einzeln gehaltene adulte ♀♀ und Subadulte beiderlei Geschlechts als Vergleichstiere). Die übrigen Tiere wurden zur Klärung von Einzelfragen innerhalb bestimmter Funktionskreise herangezogen. Die Ergebnisse der Arbeit basieren auf insgesamt 950 Beobachtungsstunden.

3. Pragmatischer Teil

3.1. Aktivitätsrhythmik

Die Tiere erwachen in der Dämmerung und kommen zwischen 6.00 und 6.30 Uhr (MEZ) aus ihren Schlafkisten. Diese Beobachtung deckt sich weitgehend mit Ergebnissen von Sprankel (1961 a), Kaufmann (1965) und Sorenson (1970). Sprankel gibt als Aktivitätsbeginn ungefähr 6.30 Uhr an, Kaufmann 5.00 — 6.00 Uhr. Sorenson beobachtete bei Sonnenaufgang (5.00 — 5.20 Uhr), daß *T. chinensis* schon aktiv

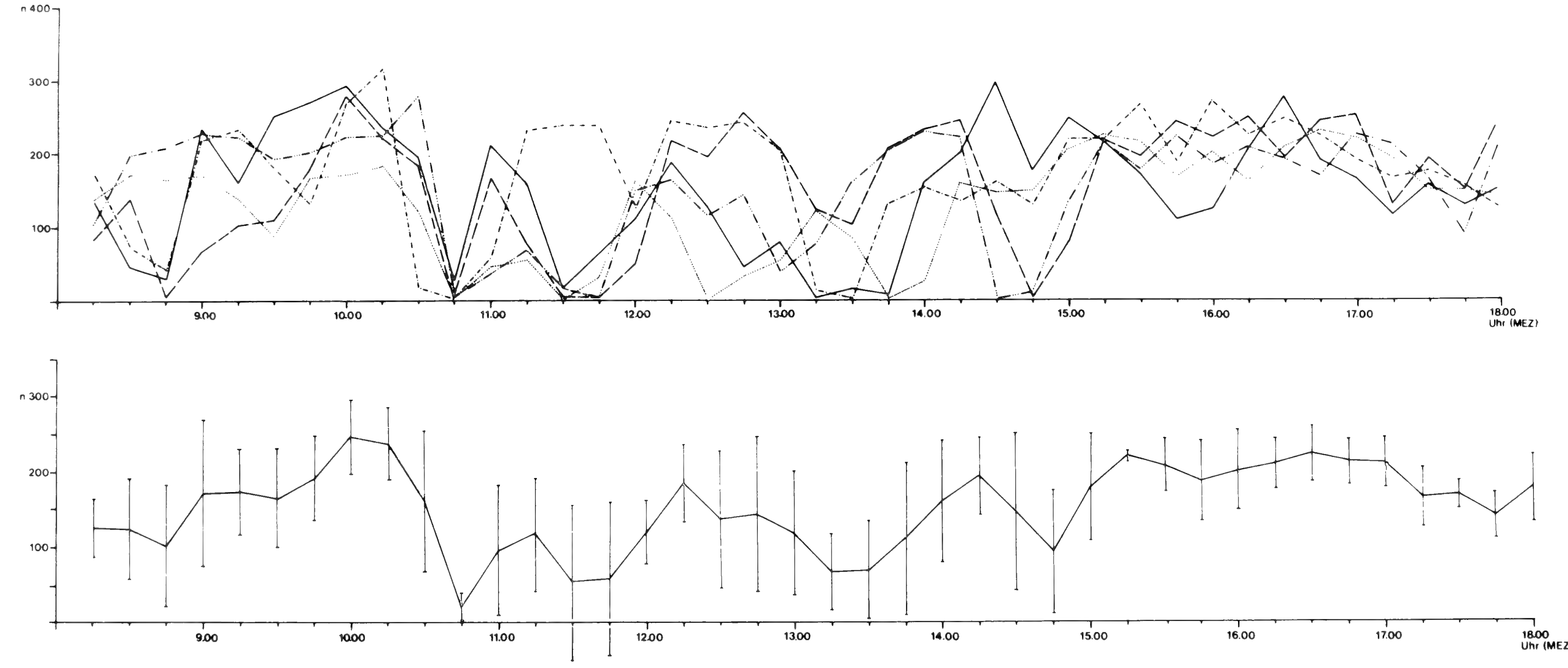


Abb. 2 (oben). 5 Aktogramme von M_1. Jede Kurve ist zusammengesetzt aus zwei 5stündigen Protokollen, die jeweils an zwei hintereinanderliegenden Tagen aufgenommen wurden. — *Abb. 3 (unten).* Aktivitätskurve M_1 gemittelt aus den Kurven in Abb. 2 (50 h) mit Standardabweichung. (Zeiteinheiten: 15 Min.)

ist und frißt, *T. longipes* Individuen gähnen und sich strecken, andere Arten gerade erwachen. Nach ausgiebigem Gähnen und Strecken (SPRANKEL 1961 a) beginnen die Tupaias sich zu putzen. Zu dieser meist länger dauernden Komfortbewegung beziehen die Tiere gern einen exponierten Platz (Kastendeckel, Ast; s. S. 95). Im Anschluß daran folgen Trinken und Fressen. Allerdings stehen vor der regelmäßigen Fütterung um 7.30 Uhr nur Nahrungsreste vom Vortag zur Verfügung. Experimentelles Verschieben der Fütterungszeit bleibt praktisch ohne Einfluß auf die Aktivitätsrhythmik. Nach bislang ungleichwertigen Beobachtungsmethoden haben die Genera *Tupaia* und *Urogale* (POLYAK 1957) Aktivitätskurven mit zwei Maxima. SPRANKEL (1961 a) stellt bei *Tupaia glis* eine bis 11.30 Uhr dauernde Vormittagsaktivität fest und eine Hauptaktivität zwischen 17.00 und 18.00 Uhr. VANDENBERGH (1963, p. 203) hat bei der gleichen Art „definite peaks in activity early and late in the day" gefunden. Die Tiere *(T. glis)* von KAUFMANN (1965) waren hauptsächlich aktiv vom Helligkeitsbeginn (5.00 – 6.00 Uhr) bis 9.00 oder 10.00 Uhr und am Nachmittag bis zur Dunkelheit (ungefähr 19.00 Uhr). SORENSON und CONAWAY (1964) und SORENSON (1970) berichten von zwei Aktivitäts-Peaks bei sämtlichen von ihnen untersuchten Species: *T. longipes* um 7.00 und 18.00, *T. chinensis* um 8.00 und 14.00, *T. gracilis* um 6.00 und 14.00, *T. palawanensis* um 9.00 und 16.00 und *L. tana* um 9.00 und 14.00 Uhr.

Maß für die Aktivität unserer Tupaias ist ihre Lokomotorik (vgl. ASCHOFF 1962), zusammengefaßt im Funktionskreis „Allgemeine Bewegungsformen". Die Häufigkeit der Verhaltensformen – Laufen, Klettern, Springen – wurden pro Zeiteinheit summiert und gegen die Zeit aufgetragen. Besonders charakteristisch läßt sich die Zweigipfligkeit an dem solitär gehaltenen ♂ M_1 demonstrieren (Abb. 2), bei dem 15 min. Intervalle gewählt wurden, um auch die Kurz-Zeit-Rhythmen aufzuzeigen. An den über 10 Tageshälften verteilten Beobachtungen fallen die Kurven in der Ruhepause um 10.45 und beim Eintritt in den nachmittäglichen Aktivitätsschub um 15.15 Uhr fast zusammen (vgl. Standardabweichung Abb. 3). Der Vergleich beider Abb. lehrt ferner, daß der mittlere Abschnitt des durch diese beiden Fixpunkte 3geteilten *Tupaia*-Tages die stärksten Abweichungen aufweist, gefolgt von dem vormittäglichen Abschnitt und schließlich dem durch ein ausgeglichenes Aktivitätsmuster charakterisierten Abschnitt bis zum Aufsuchen der Schlafkisten. Zur Aufdeckung der Korrelation bzw. Motivation der einzelnen Kurz-Zeit-Schübe werden vergleichende Untersuchungen an weiteren Individuen fortgesetzt.

Die Gültigkeit dieser Aussage wurde durch den Vergleich von 11 Tieren erhärtet: Alle Tiere haben die Ruhepause um 10.30 Uhr gemeinsam. Die höheren Maxima

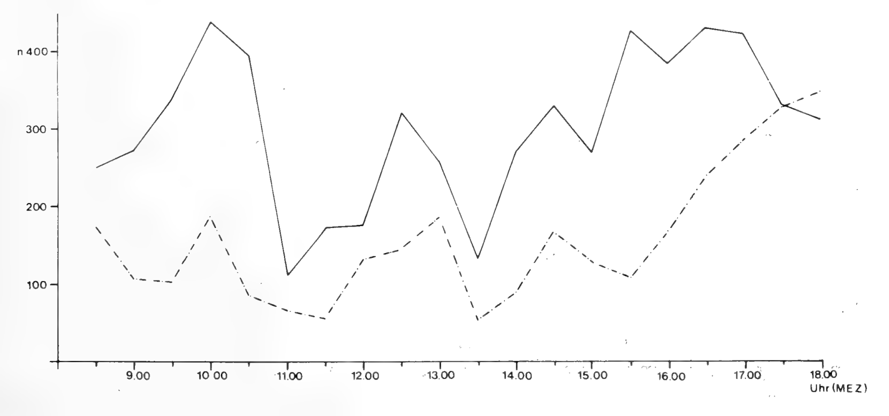


Abb. 4. Aktogramme M_1 (—)/W_1 (· — · —) gemittelt (50 h). (Zeiteinheit: 30 Min.)

werden ab 15.00 Uhr, eine zweite kleinere Spitze wird zwischen 9.00 und 10.00 Uhr erreicht. Unter Einschluß der Beobachtungen an T_1, T_2 und T_3 gehört *T. glis* mit dieser Verteilung der Aktivitätsmaxima zum Alternanstyp (ASCHOFF 1962). Nach hier nicht wiedergegebenen graphischen Darstellungen nach 60 Min. Einheiten wird die Verteilung auf 2 ungleichwertige Gipfel besonders deutlich; allerdings geht mit der Verwendung solch grober Zeitraster ein erheblicher anderweitiger Informationsverlust (Kurz-Zeit-Rhythmus) einher (ASCHOFF 1962).

Neben dem schon besprochenen auffällig strengen Individualmuster von dem solitären ♂ M_1 (Abb. 2) zeigt sich im einzelnen, daß in beiden Geschlechtern Einzelhaltung zur höheren Aktivität führt (Abb. 4) gegenüber einem eingewöhnten Paar (Abb. 5). Generell sind ♀♀ weniger aktiv als ♂♂; in extremen Einzelfällen kann es in beiden Richtungen zu Überschneidungen kommen. Ferner ist der Wechsel zwischen Aktivität und Ruhe bei den Solitären im mittleren Tagesabschnitt ausgeprägter. Das während der Tagesaktivität meist einzige Zusammenfallen der Kurven von Paaren, im zitierten Fall (Abb. 5) um 11.30 Uhr, ist nicht nur Ausdruck einer Synchronisation, sondern auch der Synlokalisation. Beides ist absolutes Charakteristikum und damit Voraussetzung für eine intakte Partnerbildung (s. Fußnote S. 78).

Unabhängig von einer Ausdehnung der Beleuchtung über 18.00 Uhr hinaus endet die Aktivität der Tupaias mit dem Aufsuchen der Schlafkisten um 18.30 Uhr.

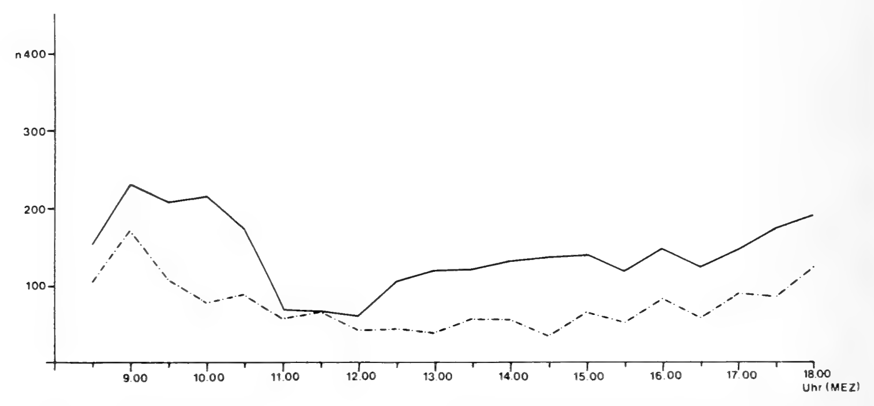


Abb. 5. Aktogramme P_1 (♂: —; ♀: . — . —) gemittelt (80 h). (Zeiteinheit: 30 Min.)

3.2. Stoffwechselbedingtes Verhalten

3.2.1. Nahrungssuche, Nahrungsaufnahme

Nach der täglichen Fütterung um 7.30 Uhr laufen die von da ab ungestörten Tiere zu ihren Näpfen und suchen sich zunächst ihr bevorzugtes Futter heraus. Bezüglich Nahrungsspektrum und Präferenz decken sich unsere Erfahrungen mit den von HOFER (1957), POLYAK (1957), SPRANKEL (1961 a), VANDENBERGH (1963), SORENSON und CONAWAY (1964), KAUFMANN (1965), KUHN und STARCK (1966), MARTIN (1968) und SORENSON (1970). Tupaias wählen sehr rasch nach kurzer visueller und olfaktorischer Kontrolle. Liegt das begehrte Futter unter anderer Nahrung versteckt im Napf, so hebeln die Tiere die oberen Brocken mit der Schnauze beiseite oder wenden sie einhändig um, sich mit der anderen Hand auf dem Napfrand abstützend.

Nach den Erfahrungen an wildgefangenen späten Nestlingen, die z. T. in Einzelhaltung in Gefangenschaft heranwuchsen, ist das Einzwängen der Schnauze in Ritzen

Tabelle 1

Umdrehen des Futters im Napf; Handgebrauch von P_1

	a		b	
	♂	♀	♂	♀
rechts	47	7	21,9	36,9
links	168	12	78,1	63,1
Summe	215	19	100,0 %	100,0 %

a = Summe der Häufigkeiten über 80 h; b = Prozentuale Verteilung der Händigkeit

und das Einsetzen als Hebel etwa beim Umwenden von Steinen als stammesgeschichtlich erworben zu betrachten. Im Vergleich etwa mit den ebenfalls durch Manipulierfähigkeit ausgezeichneten Sciuromorphen (vgl. Napier und Napier 1967, p. 10) bedeutet das einhändige Heranholen, Ergreifen und Halten und das portionsweise zum Mund-Führen von Nahrung bei Tupaias einen erheblichen evolutiven Fortschritt (vgl. Sprankel 1960 b).

Eine Untersuchung der Händigkeit bei dieser individuell unterschiedlich eingesetzten Technik am Futternapf ergab z. B. am Paar P_1 eine Bevorzugung der linken Hand für beide Tiere (vgl. Tab. 1). Dabei sind die hohen Werte für P_1 ♂ auffällig, mit denen es sich diese Technik zu eigen macht.

Bei dem gehäuften Angebot im Napf heben die Tiere die Nahrung bevorzugt mit dem Mund, seltener mit der Hand heraus. Der Nahrungstransport zum Freßplatz erfolgt im Mund.

In Zwangssituationen wie etwa beim Langen nach kleinen Nahrungsstücken durch den engmaschigen Bodenrost hindurch schleudern unsere Tupaias dem Maschendraht flach aufliegend mit dem durchgestreckten Arm die Brocken einhändig nach oben, im Zugriff ohne optische Kontrolle und dann mit dem Maul auffangend.

Zur Nahrungsaufnahme richten sich Tupaias häufig auf ihren Hinterextremitäten auf, stützen sich mit dem Schwanz ab und halten dabei das Futter mit beiden Händen bzw. mit einer Hand. Einzelheiten hierzu, auch über Kaubewegungen, werden von den oben erwähnten Autoren beschrieben.

Einen Teil der Nahrung tragen die Tiere auf einen exponierten Platz (Kastendeckel) und fressen dort in der für sie typischen Haltung (vgl. Sprankel 1960 a/b, 1961 a).

Eine Quantifizierung der Nahrungsaufnahme beruht auf tatsächlich beobachtetem Fressen. Eine Übersicht (Abb. 6) der Häufigkeiten im Mittel über die Bevorzugung bestimmter Orte zum Fressen zeigt, daß alle untersuchten Tiere ihre Nahrung direkt aus dem Napf, vom Boden und auf dem Kastendeckel zu sich nehmen, die Äste dagegen fast überhaupt nicht zum Fressen aufsuchen. Individuelle Unterschiede spielen eine untergeordnete Rolle bzw. sind anderweitig motiviert: Die Bevorzugung des Napfes mit 60 % auch als Freßplatz durch P_1 ♂ (Tab. 2) ist in erster Linie durch seine große Manipulierfreudigkeit begründet. Das einzeln gehaltene ♀ W_1 meidet zum Fressen wie alle Tiere die Äste. Bei dem Wert 2,4 % in Tab. 2 handelt es sich jedoch um Fressen von Kot, der zufällig von der Kotstelle des ♀ auf einen darunter befindlichen Ast trifft.

Boden und Kastendeckel haben in ihrer Qualität insofern Gemeinsames, als unter Boden überwiegend die halbrunden Fichtenhölzer zu verstehen sind: beide Substrate

Abb. 6. Häufigkeit der Nahrungsaufnahme pro Tag mit Verteilung auf verschiedene Örtlichkeiten, gemittelt (P_1 80 h, M_1 und W_1 50 h, P_2 [M_1 und W_1 verpaart] 30 h). (Fr ges = Fressen gesamt, Na = aus Napf, Bo/Fi = auf Boden, bzw. Fichtenhölzern, Kd = auf Kastendeckel, A = auf Ast.) P_1^{**} ♀ fraß sehr viel seltener, dafür jeweils größere Portionen. Für den Vergleich der Freß-Häufigkeiten wurden deshalb die Werte dieses ♀ mit dem geschätzten Faktor 2 multipliziert

Tabelle 2

Verteilung der Nahrungsaufnahme (insgesamt) auf bestimmte Örtlichkeiten in %

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ %
Na	60	44,8	22,8	21,9	19,5	41,7
Bo/Fi	15	21,4	44	59,7	60,8	47,4
Kd	25	33	33	16	18,9	10
A	—	0,8	0,2	2,4	0,8	0,9
Fr ges.	100	100	100	100	100	100

sind glatte und breite Erhebungen, auf denen Tupaias heruntergefallene Nahrung leichter wieder aufnehmen können. Auch bei Käfigen mit Böden, die Futterverluste ausschließen, wird eine mäßige Erhebung als Freßplatz bevorzugt. Dem Moment des Sicherheitsbedürfnisses scheinen diese Orte zu genügen.

Bei der zeitlichen Verteilung der Nahrungsaufnahme (Abb. 7—12) werden die individuellen Präferenzen für bestimmte Orte (vgl. Abb. 6, Tab. 2) ebenfalls deutlich. Ferner decken sich generell Verlauf von Nahrungsaufnahme und Muster lokomotorischer Aktivität (vgl. Abb. 4 und 5). Das heißt, auch unter Laborbedingungen mit einer nahezu punktförmigen Futterquelle verteilt sich die Nahrungsaufnahme in Form von Kurz-Zeit-Intervallen über den Tag, also auch überwiegend mit einem Anstieg in der nachmittäglichen Aktivitätsphase. Demnach nehmen Tupaias zwar zunächst zwangsläufig große Brocken auf, verzehren aber nur jeweils kleine Portionen (entsprechend der eingangs gegebenen Definition) und verstreuen den Rest über den gesamten Käfig, können also so ihr offensichtlich stammesgeschichtlich fixiertes, im wesentlichen die lokomotorische Aktivität bestimmendes Muster der Nahrungsaufnahme auch unter Gefangenschaftsbedingungen ablaufen lassen.

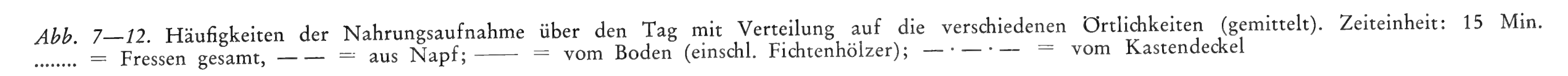


Abb. 7—12. Häufigkeiten der Nahrungsaufnahme über den Tag mit Verteilung auf die verschiedenen Örtlichkeiten (gemittelt). Zeiteinheit: 15 Min. .... = Fressen gesamt, — — = aus Napf; —— = vom Boden (einschl. Fichtenhölzer); —·—·— = vom Kastendeckel

Abb. 7. P1 ♂

Abb. 8. P1 ♀

Abb. 7 und 8. P1 Verteilung der Nahrungsaufnahme (80 h)

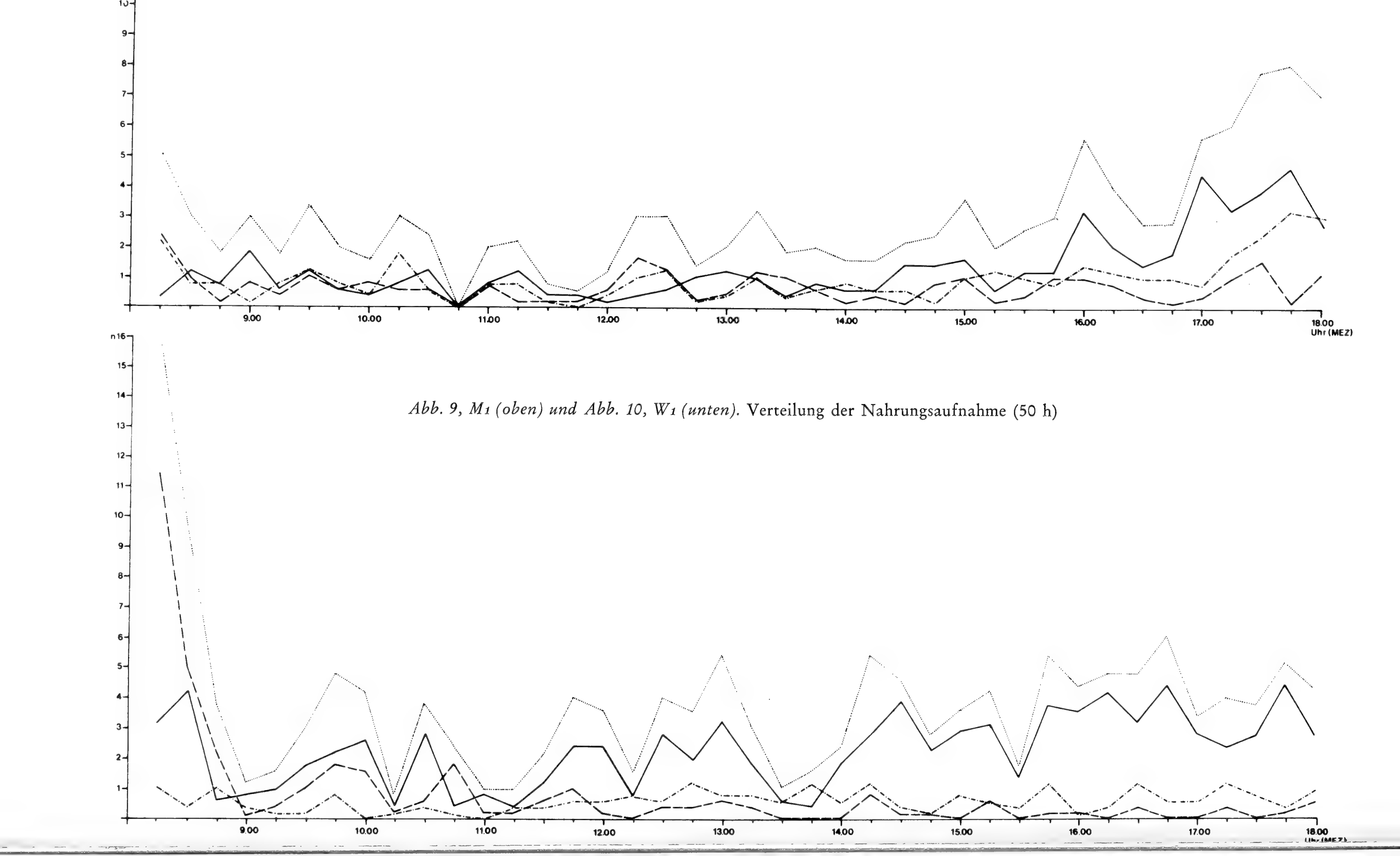


Abb. 9, M1 (oben) und Abb. 10, W1 (unten). Verteilung der Nahrungsaufnahme (50 h)

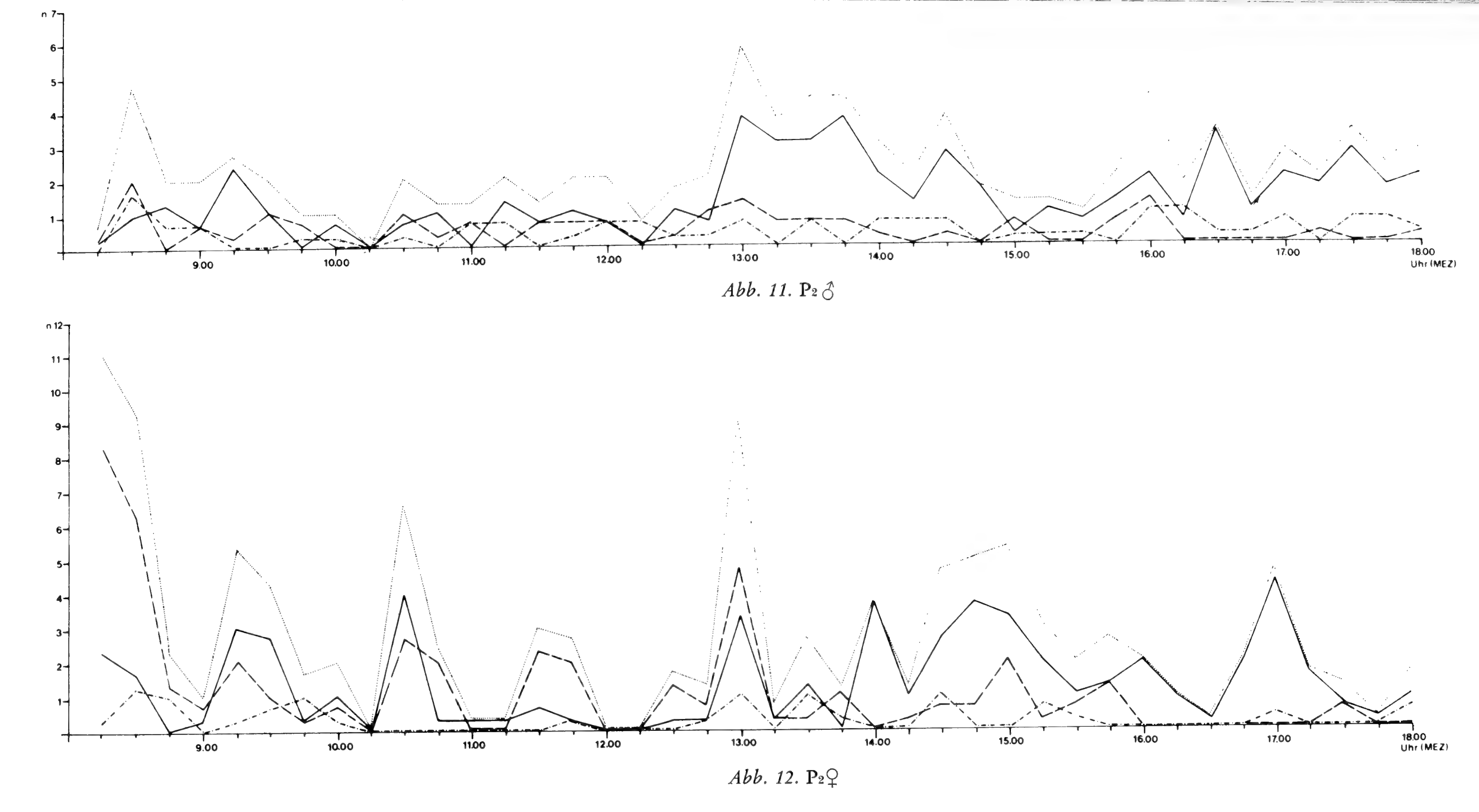


Abb. 11. P2 ♂

Abb. 12. P2 ♀

Abb. 11 und 12. P2 Verteilung der Nahrungsaufnahme (40 h, ab 2. Tag der Verpaarung)

Der Napf verliert sehr schnell im Tagesverlauf seine Bedeutung als alleinige Futterquelle und hat nur noch Bedeutung als ein mehr oder weniger individuell bevorzugter Freßplatz. Das interessante Beispiel P_1 ♂, ♀ verdeutlicht solche individuellen Gepflogenheiten. Das niedrige Niveau der Kurven des ♀ erklärt sich aus größeren auf einmal aufgenommenen Portionen, denn es behält über die gesamte Versuchsdauer normales Körpergewicht. Daneben bevorzugt das gern manipulierende ♂ auch bis Ende des Tages den Napf als Freßplatz. Beide Verhaltensweisen bewirken, daß kaum in kleinere Portionen zerlegtes Futter über den Käfig zerstreut wird.

Ferner werden Individualmuster, wie der Vergleich von W_1 und M_1 mit P_2 ♂, ♀ lehrt, von einer Verpaarung wenig berührt. Die hohen Anfangswerte des ♀ bleiben erhalten. Bei der Synchronisierung des Absinkens auf 0 um 10.15 Uhr folgt das ♂ dem ♀ als Ausdruck eines intakten Paarbindungsmechanismus. Umgekehrt beweisen gemeinsame Anstiege wie z. B. um 13.00 Uhr, daß Nahrungskonkurrenz auch am gleichen Futterplatz keine Rolle spielt. Sogar am 1. Tag der Verpaarung fraßen M_1 und W_1 schon 25 Minuten nach ihrer ersten Begegnung ohne Rivalitäten gemeinsam aus einem Napf. Dominante ♂♂ nehmen gelegentlich ♀♀ Nahrungsstücke ohne Gegenwehr aus dem Mund; bei Graviditäten wurde am selben Paar Umgekehrtes beobachtet (vgl. Sprankel 1961 a).

Über die Bedeutung einer ebenfalls beobachteten Nahrungsaufnahme von wenigen Wochen alten Jungtieren aus dem Mund der Mutter sind weitere Untersuchungen im Gange.

Auch bei der gemeinsamen Haltung verschiedener Species erfolgt nach Sorenson (1970) die Nahrungsaufnahme ohne Aggression.

Die Trinkfrequenz folgt ebenfalls der allgemeinen Aktivitätsrhythmik mit (beibehaltenen) individuellen Mustern, allerdings mit breiterer Streuung innerhalb der Portionierung. Die durchschnittlichen Häufigkeiten pro Tag liegen zwischen 24,1 und 5,5 bei einer absoluten Länge von 1 bis 10 Sekunden.

3.2.2. *Defäkieren*

Alle unsere Tiere suchen als Appetenzverhalten zum Defäkieren eine exponierte Stelle im Käfig auf. Von den 35 Tupaias haben 28 einen Ast, 7 bei fehlendem Ast (in kleineren Versuchskäfigen) Kastendeckel als Kotplätze gewählt. Jedes Tier hat einen oder mehrere feste Plätze, wobei eine Stelle bevorzugt wird (vgl. Tab. 3). Nach Verlassen der Schlafkiste kotet grundsätzlich bis zur Ruhepause jedes Tier einmal, die Frequenz steigert sich im Laufe des Tages bis zu einer Häufigkeit von höchstens 5mal während der nachmittäglichen Aktivität mit einer Gesamtfrequenz, die individuell zwischen 6 und 11 liegt.

Tabelle 3

Prozentuale Verteilung des Defäkierens auf verschiedene Kotplätze

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ %
1. Kotplatz	100c	51a	88e	84i	50e	27i
2. Kotplatz		41b	12b	11j	19b	24b
3. Kotplatz		5d		5k	15i	21j
4. Kotplatz		2c			11j	21h
5. Kotplatz					5k	7k

kleine Buchstaben = Astabschnitte (s. Abb. 1)

Die charakteristische Haltung dabei ist, daß das Körperende bei horizontaler Haltung von Kopf und Rumpf und Anheben des Schwanzes über Ast oder Kastendeckel hinausragt (Abb. 13). Austretende Kotzapfen (Länge ca. 3 cm, Gewicht ca. 1,2 g) fallen also auf den Boden, wo sie im Laufe des Tages zu einer kleinen Pyramide anwachsen. Häufig rutschen nach einem Schwanzschlag die Tiere im Anschluß an das Defäkieren mit ihrem Perineum ein Stück auf dem Ast entlang. Danach drehte sich z. B. M_1 regelmäßig auf dem Ast um und beroch diese Aststelle. Neben Reinigung des Anus könnte diesem Verhalten Markierungsfunktion zukommen, das MARTIN (1968) unabhängig vom Koten als „sledging behavior" bezeichnet (vgl. SPRANKEL 1961a). Oft läuft das Tier dann zu seinem frischen Kot, beriecht ihn und frißt davon.



Abb. 13. P_1♀ Kotstellung. (Gezeichnet nach Diapositiv)

Auffällig und einer Überprüfung an einem größeren Material wert ist die fast völlige Übereinstimmung der gesamten Kotabgabe bei beiden Paaren innerhalb der Geschlechter und die Abnahme der Häufigkeit des Defäkierens von M_1 und W_1 nach der Verpaarung.

Das Einnehmen der charakteristischen Kotstellung ist oft für ein anderes Tier Auslöser hinzulaufen, den Anus zu beriechen und gelegentlich den austretenden Kot zu fressen. Die im allgemeinen Bewegungsablauf nur selten vorkommende Querorientierung einer *Tupaia* zum Ast wird hierbei zuweilen als Kotstellung mißverstanden.

Koprophagie, insbesondere wechselseitige, ohne Einhaltung einer bestimmten Richtung bezüglich der Partner, Registrieren der Intension zum Kotabsetzen und schließlich die Häufigkeit (auch in Gruppen mit anderer Ernährung, pers. Mitt. SCHWAIER) lassen den Schluß zu, daß Koprophagie nicht gefangenschaftsbedingt ist, sondern dem Kot wahrscheinlich neben einer ernährungsphysiologischen noch weitere näher zu untersuchende Bedeutung zukommt.

Nach MARTIN (1968) benutzen Paare die gleiche Kotstelle. Diese Beobachtung findet sich bei unseren Tieren nicht bestätigt. Nur einmal während 100 Beobachtungsstunden benutzte das ♀ P_1 den einzigen Platz des ♂. Das Paar P_2 defäkierte die ersten Tage nach der Verpaarung über beide Reviere verteilt, wobei das ♂ in 50 h 5mal die bevorzugte Stelle des ♀ aufsuchte; später benutzten beide Tiere wieder ihre alten Kotstellen.

3.2.3. Urinieren

Tupaias knicken beim Urinieren mit den Hinterbeinen ein und berühren mit Penis oder Clitoris das Substrat. Diese Art des Urinabsetzens und das tropfenweise Urinieren mit damit verbundenem Trippeln (SPRANKEL 1961 a) waren die einzigen Formen der Miktion, die bei unseren Tieren registriert werden konnten.

Das Trippeln im tropfenweise abgesetzten Urin kommt wesentlich seltener als das Einknicken und Nachziehen des Hinterkörpers vor. Nur die ♂♂ konnten gelegentlich beobachtet werden, wie sie auf Ästen, dem Kastendeckel, dem Rand des Futternapfes oder auf den Fichtenhölzern entlangtrippelten und urinierten. ANDREW (1964) beobachtete dieses Verhalten nicht, bei MARTIN (1968) wird es nicht erwähnt. Bei den

Tabelle 4

Verteilung des Urinierens auf verschiedene Örtlichkeiten in %

Fichtenhölzer %	Kastendeckel %	Ast %	Napfrand %	Total %
83	7	5	5	100

von Sorenson (1970) untersuchten Species zeigte nur ein *T. longipes* ♂ diese Verhaltensweise, alle anderen Tiere urinierten nach dem ersten Modus. Dieses Einknicken bei der Miktion erinnert stark an ein von Seitz (1969) untersuchtes Harnabsetzen bei den *Lorisinae*. Zumindest das mit Trippeln verbundene Urinabsetzen muß als ritualisiert bezeichnet werden. Unsere Tupaias harnen auf die Fichtenhölzer am Käfigboden, die Deckel der Schlafkisten, die Ränder der Futternäpfe und die Äste, wobei die Fichtenhölzer bevorzugt frequentiert werden, wie die prozentuale Verteilung des Urinierens auf verschiedene Örtlichkeiten in Tab. 4 zeigt. Diese Beobachtungen stützen die Vorstellung über die Bedeutung des Urins im territorialen und sozialen Bereich. Eine weitergehende Interpretation lassen diese Daten nicht zu, zumal allein schon nach den absoluten Werten das Urinmarkieren gegenüber dem Markieren mit dem Jugulo-Sternalfeld eine stark untergeordnete Rolle spielt.

3.2.4. Ruhe

Neben dem nächtlichen Tiefschlaf, zu dem die Tupaias ihre Schlafkisten aufsuchen (Sprankel 1961 a), haben die Tiere feste Ruhezeiten im Verlaufe ihrer Aktivität (vgl. 3.1.). Sprankel (1961 a) schreibt, daß seine Tiere um 11.30 Uhr einen mehrstündigen Mittagsdämmerschlaf beginnen und in der nachmittäglichen Aktivitätsphase unter Umständen nochmals einen Dämmerschlaf einlegen. Martin (1968) gibt für *T. belangeri* eine Ruhepause zwischen 10.30 und 15.00 Uhr an, Polyaks (1957) *Urogale* ruhten während der Mittagsstunden. Bei unseren Tupaias liegt die erste Ruheperiode zwischen 10.30 und 11.00 Uhr (vgl. Aktogramme Abb. 1–4). Im weiteren Verlauf des Tages legen die Tiere bis etwa 15.00 Uhr noch mehrmals Ruhepausen ein, die immer wieder von Aktivitätsschüben unterbrochen sind.

Zum Ruhen suchen die Tiere als Appetenzhandlung bestimmte Ruheplätze auf. Die Äste werden gegenüber den Fichtenhölzern und Kastendeckeln bevorzugt (Tab. 5).

Hassenberg (1965) definiert Ruhe als Oberbegriff für alle Zustände der Inaktivität. Die Autorin unterscheidet: 1. Rast, körperliche Ruhe bei völligem Wachsein;

Tabelle 5

Prozentuale Verteilung der Ruhezeiten auf verschiedene Örtlichkeiten

	Äste %	Kastendeckel %	Fichtenhölzer %	Total %
P_1 ♂	96,6	0,3	3,1	100
P_1 ♀	99,6	0,3	0,1	100
M_1	90	—	10	100
W_1	88	—	12	100
P_2 ♂	79	--	21	100
P_2 ♀	92	0,2	7,8	100



Abb. 14. Phasen des Abliegens (a, b) und Intensitätsstufen des Ruhens (c, d) von P1♀ (in Astabschnitt d). a = Vor dem Abliegen; b = Kauerlage, Kopf erhoben; c = Kauerlage, Kopf auf Substrat abgestützt; d = Bilchlage

2. Dösen, die leichteste (geringste) Intensität des psychischen, triebbedingten Ruhezustandes; 3. Halbschlaf, 4. Leichtschlaf und 5. Tiefschlaf (Abwandlung des triebbedingten Ruhezustandes). Nach Hassenberg (1965) zeigen sich bei der Rast im Gegensatz zu den triebbedingten Ruhezuständen keine Appetenzhandlungen wie Aufsuchen eines geeigneten Ruheplatzes und Einnehmen einer bestimmten Lage bei jeweils charakteristischem Bewegungsablauf (Abb. 14 a — d). Da unsere Tiere während der Mittagszeit immer zum Ruhen bestimmte Plätze aufsuchen, handelt es sich hierbei also um triebbedingte Ruhezustände. Dösen kommt von den Ruhezuständen am häufigsten bei unseren Tieren vor. Dabei zeigen diese ein typisches Dösgesicht (Hassenberg 1965) mit halb geschlossenen Augen (vgl. Abb. 15). Die höchste Intensitätsstufe außerhalb des Schlafkastens ist der Leichtschlaf.

Die verschiedenen Ruhestellungen, die unsere Tiere einnehmen, sind abhängig von der Intensität des Ruhens und vom Substrat. Es kommen als Grundstellungen Strecklagen und Einroll-Lagen vor (Hassenberg 1965). Innerhalb der Strecklagen können Kauerlage und gestreckte Bauchlage unterschieden werden, die Einroll-Lage entspricht der Bilchlage (Klassifikation nach Hassenberg 1965).

Kauerlage und gestreckte Bauchlage werden von den Tupaias bei geringerer Ruheintensität eingenommen. In der Kauerlage liegen die Tiere auf dem Bauch, den Rumpf bei versammelten Extremitäten leicht kyphotisch gekrümmt (Abb. 14 c). Die Tiere halten den Kopf zu Beginn des Ruhens meist aufrecht, um ihn dann auf dem Substrat oder ihren Händen abzustützen (Abb. 14 b, c). In längeren Ruhephasen nehmen die Tiere zeitweilig bei größerer Ruheintensität die Bilchlage ein. Der Kopf wird in dieser Lage auf die Brust eingeschlagen (Abb. 14 d).



Abb. 15. P1♂ Ruhen, Kauerlage (in Ac). Beachte „Dösgesicht" und Schwanzhaltung (vgl. Abb. 16g)

Die Schwanzhaltung in der Ruhestellung ist stark vom Substrat abhängig (Abb. 16). Auf schmalen Ästen wird der Schwanz entweder nach hinten ausgestreckt, liegt S-förmig auf dem Substrat oder ist in einer halben Windung um den Ast geschlagen (Abb. 16a—c). Auf breiteren Unterlagen wie zum Beispiel Kastendeckel oder Fichtenhölzer wird der Schwanz immer zum Kopf gebracht. Er liegt parallel zum Körper (Abb. 16d) und kann mit der Spitze quer unter den Bauch oder unter den Kopf eingeschlagen werden (Abb. 16e, f). Gelegentlich legen die Tiere die Spitze über den Nacken (Abb. 16g). Zusätzlich kann bei der Bilchlage der Schwanz zwischen die Extremitäten geschlagen werden und bedeckt dann mit der Spitze den Kopf wie eine Kapuze (Hofer 1957; Sprankel 1961a). Diese letzte Stellung entspricht einer typischen Tiefschlafstellung im Kasten und wird nur von sehr zahmen Tieren außerhalb des Schlafkastens eingenommen. Auch Neonaten sind in ihrer Wurfkiste schlafend in dieser Haltung auf der Seite liegend beobachtet worden.

Als vorbereitende Bewegung zur Orientierung des Schwanzes drehen sich die Tiere häufig um die eigene Achse.

Die beschriebenen Ruhestellungen von *T. glis* werden nach Beobachtungen von Sorenson (1970) und Polyak (1957) auch von anderen Species eingenommen. Sorenson (1970) beschreibt eine ventrale Lage mit ausgestrecktem Schwanz auf Ästen für *T. minor* und *T. gracilis*, mit untergeschlagenem Schwanz und teilweise eingeschlagenem Kopf für *T. minor*, *T. gracilis*, *L. tana* und *T. longipes*. Eine weitere Ruhestellung, in der *T. longipes* in ausgestreckter Position auf flachen Ruhebrettern liegt, den Kopf nach unten gekippt hat und den Schwanz schlaff über eine Kante hängen läßt, konnte vom Autor bei *T. glis* nur selten beobachtet werden. Gelegentlich lag ein Tier auf einem waagerechten Ast, Schwanz und Kopf hingen frei nach unten, desgleichen ein Arm und manchmal eine Hinterextremität. Diese Stellung ist nach Hassenberg (1965) als Reitlage einzuordnen. Die Schwanzhaltung des in Kauerlage ruhenden Tieres *(T. belangeri)* bei Martin (1968) ist zeichnerisch irreführend wiedergegeben. Wie zuvor beschrieben, ruhen die Tiere dann mit dem Kopf auf der Schwanzspitze. In der Zeichnung läuft sie jedoch bis zum Oberschenkel weiter; der Schwanz hätte demnach doppelte Rumpflänge.

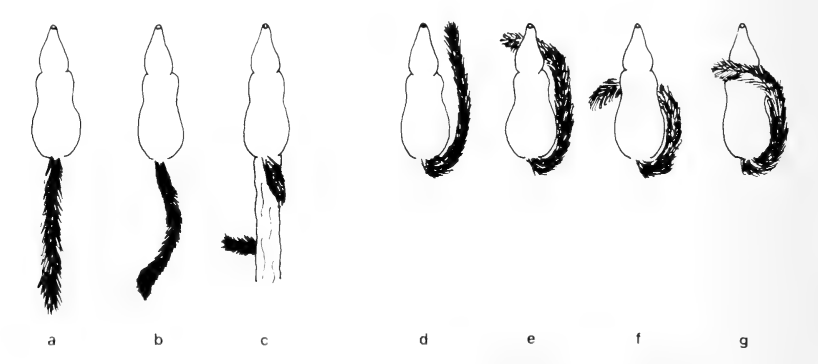


Abb. 16. Modifizierbarkeit der Schwanzhaltung in der Kauerlage in Abhängigkeit vom Substrat. a—c = Schwanzhaltungen auf schmalen Ästen; d—g = Schwanzhaltungen auf breiten Unterlagen (Kastendeckel, Fichtenhölzer, breite Äste)

Tabelle 6

Prozentuale Verteilung der Ruhezeiten auf die Ruheplätze der einzelnen Tiere

Der Anteil des hier individuell gewerteten Kontaktliegens ist gegenüber getrenntem Ruhen sehr gering (kl. Buchstaben = Astabschnitte; Fi = Fichtenholz; Kd = Kastendeckel)

	P_1 ♂ %	P_1 ♀ %	M_1 %	W_1 %	P_2 ♂ %	P_2 ♀ ab 2. Tag %
1. Ruheplatz	61,5d	51,8b	89,6a	81,5i	35,6i	68,3i
2. Ruheplatz	17,3a	25,8a	10Fi	12Fi	31,6j	12,7k
3. Ruheplatz	10,3b	15,6d	0,4b	4,2k	21Fi♀	7,6Fi♀
4. Ruheplatz	5,2c	3,5c		2,3j	7a	6,4j
5. Ruheplatz	3,1Fi	2,9f			4,8k	3,1a
6. Ruheplatz	2,3f	0,3Kd				1,5b
7. Ruheplatz	0,3Kd	0,1Fi				0,2Kd♂
8. Ruheplatz						0,2Fi♂
Total	100	100	100	100	100	100

Unsere Tupaias haben feste Ruheplätze, von denen alle Tiere jeweils einen bevorzugen (Tab. 6). Hauptruheplatz ist immer eine Aststelle (Abb. 1). Auf dem bevorzugten Platz ruhen die Tiere nicht nur am häufigsten, sondern auch jeweils am längsten.

Einzelne Tiere sind ortstreuer als paarweise gehaltene, bei denen es in der Appetenzphase des Ruhens gehäuft zu sozialen Interaktionen und damit zu einem Wechsel des Ruheplatzes kommen kann, wenn sich die beiden Tiere nicht zu einem Kontaktliegen zusammenfinden (s. Fußnote S. 78). Auch wenn die Tiere gemeinsam ruhen, sind Ort und Zeit individuell gewertet. M_1 und W_1 haben als Einzeltiere wesentlich weniger Ruheplätze als das Paar P_1 (Tab. 6). Nach ihrer Verpaarung benutzen beide Tiere mehr Ruheplätze als vorher. Das ♀ W_1 hat seinen angestammten Hauptruheplatz (i) beibehalten. Bei M_1 ♂ hat der alte Platz (a) nur noch einen geringen Stellenwert, es benutzt neben anderen Ruheplätzen in Abwesenheit des ♀ dessen Ruheplatz (i).

Die maximale Ruhedauer ist bei unseren Tieren individuell verschieden (Tab. 7), als Mittelwert kann eine Ruhedauer von 46 Min. angenommen werden. Damit liegt *T. glis* zwischen den von SORENSON (1970) verglichenen Ruheperioden verschiedener Arten: *T. gracilis* 18 Min. (3 — 29 Min.), *T. longipes* 75 Min. (35 — 120 Min.) und *T. chinensis* 2 h und mehr. VANDENBERG (1963) registrierte eine Ruhezeit von 35 Min. für ein *T. glis* ♂ auf einem Baum.

Wie der Vergleich der Gesamtruhezeiten pro Tag für die einzelnen Tiere (Tab. 8)

Tabelle 7

Maximalwerte ununterbrochenen Ruhens der untersuchten Tiere (in Min.)

P_1 ♂	P_1 ♀	M_1	W_1	P_2 ♂	P_2 ♀
48d	23b	46a	59i	45a	63i

kleine Buchstaben = Astabschnitte

Tabelle 8

Durchschnittliche Gesamtruhezeit pro Tag der einzelnen Tiere (in Min.)

P_1 ♂	P_1 ♀	M_1	W_1	P_2 ♂	P_2 ♀
161	201	102	218	162	219

zeigt, ruhen die ♀♀ mindestens 1 h mehr als die ♂♂. Auffällig ist die sehr große Übereinstimmung der Ruhedauer innerhalb der Geschlechter. Das ♂ M_1 ruht am wenigsten.

3.2.5. Rekelbewegungen

Nach einer längeren Ruhephase laufen die gleichen Verhaltensformen ab wie nach dem nächtlichen Tiefschlaf; die Tiere gähnen und strecken sich (vgl. Abschn. 3.1. und Sprankel 1961 a). Auch Sorenson (1970) beobachtet dieses Rekelsyndrom bei verschiedenen Species.

Nach Beendigung ihrer Ruhezeit erheben sich unsere Tiere von ihren Plätzen, gähnen und ziehen bei der folgenden Streckbewegung die Hinterextremitäten nach. Die Tiere rekeln sich auf den Ästen, auf dem Kastendeckel, auf dem Boden und auch am Gitter kopfabwärts hängend. Tab. 9 gibt eine Übersicht über die Verteilung der Rekelbewegungen der einzelnen Tiere pro Tag (gemittelt). Am häufigsten gähnen und strecken sich die Tupaias während der Ruheperioden. Diesem Syndrom geht kein Appetenzverhalten voraus, es wird nicht durch Außenreize ausgelöst, sondern ist wohl allein stoffwechselbedingt (passive Stimulierung des Kreislaufes durch Muskelkontraktion). In Übereinstimmung mit Tembrock (1973) ist also das Rekelsyndrom von dem stammesgeschichtlich fixierten Komfortverhalten abzutrennen.

Tabelle 9

Verteilung der Häufigkeiten der Rekelbewegungen über den Tag (gemittelt)

	8.00—10.30	10.30—13.00	13.00—15.30	15.30—18.00	Summe
	A M	Ruhephase		A M	
		I. Gähnen			
P_1 ♂	0,2	2,1	1,3	1,5	5,1
P_1 ♀	0,4	0,6	1,8	0,1	2,9
M_1	2,0	4,4	1,6	1,8	9,8
W_1	0,2	—	1,0	0,2	1,4
P_2 ♂	1,0	2,6	1,8	1,0	6,4
P_2 ♀	—	0,2	1,0	0,6	1,8
		II. Sich-Strecken			
P_1 ♂	2,2	4,5	3,0	2,2	11,9
P_1 ♀	0,8	1,6	2,8	1,3	6,5
M_1	2,8	4,0	2,4	0,8	10,0
W_1	1,8	3,8	3,8	1,6	11,0
P_2 ♂	2,2	1,8	3,4	1,4	8,8
P_2 ♀	0,8	2,2	1,0	0,2	4,2

AM = Aktivitäts-Maximum

3.3. Komfortbewegungen

Komfortbewegungen, für *T. glis* eingehend beschrieben von Sprankel (1961 a) und Kaufmann (1965), sind eng verknüpft mit anderen Funktionskreisen. Unsere Tupaias putzen sich häufig nach der Nahrungsaufnahme, vor und nach Ruheperioden und in sexuellen Phasen; Kratzen tritt wohl teilweise auch als Übersprungshandlung (Tembrock: deplazierte Bewegung) auf. Neben dem Kopf als wichtigstem Putzorgan werden die Hände und Hinterextremitäten zum Reinigen eingesetzt (vgl. Hofer 1957; Sprankel 1960 c, 1961 a; Andrew 1964; Kaufmann 1965; Sorenson 1970).

Unter Verzicht auf die Wiedergabe der bereits bekannten einzelnen Putzbewegungen treten die folgenden Elemente überwiegend in zwei Gruppen korreliert auf.

Tabelle 10

Prozentuale Verteilung des Komfortverhaltens auf verschiedene Örtlichkeiten

	Kr %	Be %	W %	Pu %	Total %
Fi	8,8	4,9	2,1	22,7	38,5
Kd	1,1	0,5	1,1	4,0	6,7
A	5,3	1,8	7,8	39,9	54,8
Total	15,2	7,2	11,0	66,6	100,0

Kr = Sichkratzen, Be = Belecken der Genitalien, W = Abwischen der Schnauze am Substrat, Pu = Sichputzen

Nach der Nahrungsaufnahme beziehen die Tiere meist einen Ast als exponierten Platz und beginnen mit dem Belecken der Hände, die dabei auch mit dem Zahnkamm bearbeitet werden (Pu, Tab. 10). Mit den angefeuchteten Händen wischen sie dann über die Schnauzenregion, die Augen werden dabei zugekniffen (Abb. 17 a, b). Das hier einzuordnende Sichkratzen mit den Händen an der Schnauze (Kaufmann 1965) konnte bei unseren Tieren nie beobachtet werden und wird auch von keinem der obengenannten Autoren erwähnt. Nach dem Fressen, insbesondere von klebriger Nahrung, wischen die Tupaias ihre Schnauze (W, Tab. 10) an Ästen ab, eine Bewegung ohne Einsatz eines Putzorgans, die stark an das Schnabelwetzen von Vögeln erinnert.

Vor und nach Ruheperioden belecken und kämmen die Tiere ihr Fell ausgiebiger (Pu, Tab. 10). Neben den Hinterextremitäten wird hauptsächlich der Schwanz in typisch lemurenhafter Weise behandelt (Abb. 17 c; Sprankel 1961 a; Andrew 1964). Alternierend wischen sie mit der Innenseite der Unterarme über den Kopf, den Schwanz dabei zuweilen mitführend. Manchmal sind hier kreisende Putzbewegungen in der Ohrmuschel mit geballten Händen eingeschlossen und/oder die Tiere reinigen in einer weit rückwärts ausholenden Wischbewegung mit der radialen Handkante auch die Ohraußenseite (Abb. 17 d). Wie stark etwa das Kämmen mit den unteren Incesivi stammesgeschichtlich fixiert ist, wird am Beispiel des ♀ T_1 deutlich, das bei einer Auseinandersetzung mit einem anderen ♀ beide Unterkieferäste zur Hälfte einbüßte. Nach dem Verheilen der Wunde zog T_1 beim Putzen weiterhin den Schwanz über den imaginären Putzkamm.

Während des Treibens und nach dem Ruhen belecken die ♂♂ häufig ihren eregierten Penis, ziehen ihn durch den Mund (Be, Tab. 10) und lösen dadurch zuweilen eine Ejakulation aus.

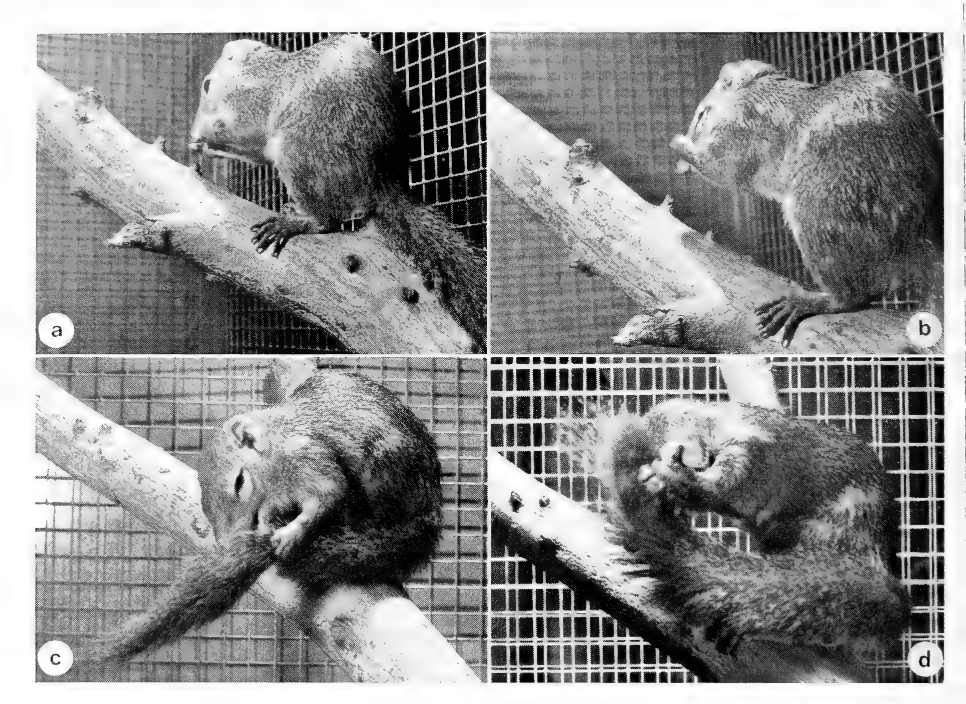


Abb. 17. Komfortbewegung „Putzen". a—b = Nach dem Fressen (in Ad); a = P1♀ Reinigen der Hände durch Belecken; b = P1♀ Wischbewegung mit den befeuchteten Händen über die Schnauze bei zugekniffenen Augen; c—d = Putzbewegungen mit Kopf und Händen (in Ac); c = P1♂ Bearbeiten des Schwanzes mit dem Putzkamm; d = P1♂ Intermittierend eingeschaltete Wischbewegung über den Kopf

Bei einer quantitativen Zusammenstellung der Komfortbewegungen erreicht das solitäre ♂ M_1 im Tagesdurchschnitt etwa die doppelte Häufigkeit gegenüber den anderen Versuchstieren und gleicht sich nach der Verpaarung deren Niveau an.

Innerhalb der Reihenfolge bestimmter Orte für einzelne Komfortbewegungen (Tab. 10) nimmt der Kastendeckel generell die niedrigste Wertigkeitsstufe ein, was wohl auf eine zu verallgemeinernde Meidung der unmittelbaren Umgebung des Schlafnestes am Tage hinweist.

Für die Bewegungsart des Abwischens der Schnauze am Substrat (W) ist der Kastendeckel außerdem ungeeignet. Neben den Fichtenhölzern werden die Äste mit Abstand am stärksten frequentiert. Kratzen (Kr) und Belecken der Genitalien (Be) auch bei ♀♀, die wie oben gezeigt nicht nur im engen Bereich des Komfortverhaltens anzusiedeln sind und außerdem bei weitgreifenden Bewegungsabläufen häufig flüchtig eingeschaltet werden, können also in bezug auf die Äste keine hohen Werte erreichen. Hiervon abgesehen beziehen sich alle höheren Werte, insbesondere für das aufwendige Putzen, auf dafür geeignete Äste, wobei den leicht erhöhten und bequemen halbrunden Fichtenhölzern ebenfalls eine relativ große Bedeutung zukommt. Die bevorzugten Stellen im Geäst fallen mit denen im Bereich des Sozial- und Territorialverhaltens weitgehend zusammen (s. Fußnote S. 78).

4. Diskussion

Sicher stellen unsere Käfige nur einen kleinen Teil eines *Tupaia*-Territoriums dar, beinhalten jedoch das wesentliche Inventar wie „Nester“ zum nächtlichen Schlaf, mäßige Erhöhungen zum Fressen, Äste mit geeigneten Plätzen zum Koten, Ruhen und Kontaktliegen. Selbst bei pro Tag einmaliger punktförmiger Darbietung der Nahrung ist das Ausmaß der lokomotorischen Aktivität durch eine sich über ein sonst großes Areal erstreckende Nahrungssuche bestimmt.

Das Aktivitätsmuster mit 2 Maxima entspricht dem zahlreicher Halbaffen wie Lorisinae (nach Seitz 1967), *Galago crassicaudatus* (Welker 1974), *Galago senegalensis* (Sauer und Sauer 1963), madegassischer Lemuren (Petter 1962, 1965) und *Tarsius* (Sprankel 1965 zit. Jacobs). Auch mit dem Maximum der Aktivität im 2. Gipfel, also dem Alternanstyp, entspricht *T. glis* den angeführten Beispielen. Angesichts der Nachtaktivität der überwiegenden Zahl der Halbaffen besagt eine solche Zuordnung wenig. Nach den experimentellen Ergebnissen Hoffmanns (1969, 1970, 1971) stellt *Tupaia* einen Sonderfall dar durch das Aufspalten der Aktivitätsperiodik bei definiertem Dauerlicht in zwei circadiane Komponenten, was bis jetzt nur von einigen nachtaktiven Nagetieren bekannt ist. Nachdem sich hier neben dem nächtlichen Schlaf eine zweite in der Aktivitätsperiode gelegene durch ihre physiologische und ethologische Wertung umrissene Ruhephase gezeigt hat, spricht dies mit Hoffmann (1969) für das Vorhandensein von zwei Oszillatoren. Aus dem Vergleich mit anderen Tupaiinae und vor allem mit dem nachtaktiven *Ptilocercus lowii* lassen sich mit Sicherheit Einsichten in die bisher ungeklärten Probleme des Verhältnisses von tag- und nachtaktiven Primaten zueinander und in die historischen Bezüge erwarten.

Der Vergleich der Verteilungsmuster der Nahrungsaufnahme über den Tag ergibt eine große Individualität, die zusammen mit der selten überschrittenen hierbei hohen Schwelle agonistischen Verhaltens auf ein Zerstreuen der Tiere bei Nahrungssuche und Fressen im Freileben schließen läßt, aber auch die gemeinsame Ausnutzung e i n e r Nahrungsquelle ermöglicht. Zu diesem durch soziale Interaktionen der Adulten kaum berührten Funktionskreis passen das breite Nahrungsspektrum, Neugierverhalten und individuelle Fertigkeiten beim Erschließen von (neuen) Nahrungsquellen (Sprankel 1960a, b), die vielfach an die Ergebnisse von Welker (1974) bei *G. crassicaudatus* erinnern (vgl. Kawai 1965). Bei Auswahl und Erwerb der Nahrung sind olfaktorisches, optisches und haptisches Vermögen gleichermaßen angesprochen, eine Spezialisationsrichtung ist lediglich über die herausragende Manipulierfähigkeit der Hand gegeben.

Jetzige und breitere frühere Befunde zeigen einheitlich, daß die Nahrungssuche überwiegend an den Boden gebunden ist und Fressen an kleinere Erhebungen, wobei offensichtlich der „Bequemlichkeit“ gegenüber größerer Sicherheit der Vorzug gegeben wird. Auch die hierbei bevorzugten Bewegungsmuster weisen auf eine stärkere Anpassung an einen Nahrungserwerb am Boden hin. Für eine von dem Nahrungserwerb ausgehende ökologische Flexibilität spricht eine Beobachtung von N. C. Negus (zit. nach Hasler und Sorenson 1974, p. 308) „... that individuals of *T. glis* in Thailand spent most of their time in the trees when fruit was available and most of their time on the ground when fruit was not available“.

Nach Sorenson und Conaway (1964), Martin (1968) und insbesondere nach Henrich (1971 p. 58) – hier anhand Verteilungsmuster, Länge und Stärke der facialen Vibrissen – ergibt sich eine Reihenfolge bezüglich des Ausmaßes der Arboricolie der einzelnen Species der Familie: „Weit an der Spitze steht *Ptilocercus lowii* mit seinen hervorragend entwickelten Vibrissen im mystacialen Bereich, im Verhältnis zu anderen Tupaiiden ein hervorragender Baumkletterer (Gray 1848; Lyon 1813; Le

Gros Clark 1926; Lim Boo Liat 1967; Napier und Napier 1967). Ihm folgen die mehr semiarboricolen Tupaiinae (Walker 1964; Altner 1971) in nachstehender Reihenfolge: *T. minor, T. glis, T. gracilis, T. montana, T. tana(!), T. longipes* und zum Schluß *Urogale everetti.* Von der Ausbildung der Vibrissen ausgehend, müßte *T. tana* mehr arboricol sein als *T. longipes,* bezüglich der Ökologie jedoch (Sorenson and Conaway 1964) zeigt sich das umgekehrte Bild. Welche Kriterien in diesem Falle eine Rolle spielen, daß trotz vorwiegenden Bodenaufenthalts und träger Bewegungsweise – im Vergleich zu anderen Tupaiiden – bei *T. tana* alle facialen Vibrissen unerwartet gut entwickelt sind, muß vorerst offen bleiben. Hier zeigt sich, daß bei Überlegungen zu Anpassungserscheinungen an bestimmte ökologische Gegebenheiten nicht allein von der Lokomotion . . . ausgegangen werden kann, sondern z. B. unter anderen Verhaltensweisen vorrangig der Nahrungserwerb eingeschlossen werden muß."

Unbeschadet der Bevorzugung der Äste für bestimmte Gebrauchshandlungen oder soziale Interaktionen sucht sich, von seltenen Ausnahmen abgesehen, wenigstens die Spezies *T. glis* bei Bedrohungen am Boden zu verbergen (Sprankel 1961 a). Solche Unterschiede im Meideverhalten bei inter- und intraspezifischer Aggressivität finden sich durch die Beobachtung von Hasler und Sorenson (1974, p. 309) an *T. chinensis* bestätigt: „ . . . subordinate males and females seldom ran downward when chased by a dominant animal; rather, they ran upward and usually remained on a high perch or in the upper tree branches."

Die quantifizierte Erfassung des nichtreproduktiven Verhaltens hat eine streng differenzierte räumliche Bindung von wesentlichen Gebrauchshandlungen selbst bei einzeln gehaltenen Tupaias erwiesen. Über dem Boden ergibt sich eine zweifache vertikale Gliederung des Inventars: flache Erhebungen dienen als Freßplätze, an die Qualität Ast sind Defäkieren, Putzen (des gesamten Körpers) und die Tagesruhe gebunden.

Die Minimalausstattung eines künstlichen Territoriums besitzt zumindest bei der Paarhaltung eine untere kritische Grenze, da die Tiere individuelle Ruhe- (und Kot-) plätze besitzen. Diesem Moment kommt daher noch größere Bedeutung zu als die absolute Käfiggröße.

Zusammenfassung

1. Das dem Aktivitätsverlauf zugrunde liegende Muster entspricht dem Alternanstyp. Die Maxima liegen zwischen 8.00 und 10.00 Uhr und 15.00 und 18.00 Uhr. Einheitlich ist eine in engen Grenzen liegende Ruhepause um 11.00 Uhr. Innerhalb des spezifischen Musters gibt es strenge Individualmuster.
2. ♂♂ sind aktiver als ♀♀, Einzeltiere aktiver als Verpaarte.
3. Individuelle Freß- und Trinkgewohnheiten und manipulatorische Fähigkeiten werden herausgestellt.
4. Tupaias bevorzugen zur Nahrungsaufnahme exponierte Plätze, meiden dagegen Äste.
5. Zum Defäkieren suchen Tupaias als Appetenzhandlung bestimmte Aststellen auf. Bei Verpaarten bestehen neben wechselseitig benutzten individuelle Kotplätze. Koprophagie scheint nicht gefangenschaftsbedingt zu sein.
6. Beim Urinieren, das meist mit Einknicken der Hinterbeine und dem Berühren des Substrats mit den Genitalien erfolgt, werden horizontale bodennahe Erhebungen bevorzugt. Eine zweite Form der Miktion, das Trippeln im tropfenweise abgesetzten Urin, kommt wesentlich seltener vor und ist auf die ♂♂ beschränkt.
7. Bei den triebbedingten Ruhezuständen tagsüber werden als Appetenzhandlung nur bestimmte unterschiedlich wertige Plätze außerhalb des Schlafkastens aufgesucht, vorzugsweise Äste.
8. Die im einzelnen beschriebenen Ruhestellungen der Tiere hängen von der Intensität der Ruhe und von der Beschaffenheit des Substrats ab. Als höchste Intensitätsstufe außerhalb des Schlafkastens kommt der Leichtschlaf vor.
9. Die Gesamtdauer pro Tag ist geschlechtsspezifisch. Die ♂♂ ruhen weniger als die ♀♀, diese jedoch bevorzugt intermittierend.

10. Das ohne Appetenzhandlungen ablaufende Rekelsyndrom ist eng verknüpft mit Ruheperioden.
11. Das in seine Elemente zergliederte Komfortverhalten wird nach Putzorganen und -bereichen im Raum- und Zeitgefüge quantitativ eingeordnet. Vollständiges Sich-Putzen ist an das Geäst gebunden.

Summary

Non-reproductive behaviour of Tupaia glis Diard, 1820 and its relation to time and space. A quantitative study

1. The daily rhythm of activity follows an alternating type (Alternantstyp). The maximal overall activity was observed between 8—10 a. m. and 3—6 p. m. A period of rest within narrow limits was common to all individuals at 11 a. m.
2. Males are more active than females, and solitary Tupaias are more active than the individuals of a pair.
3. The individual eating and drinking habits are stressed as well as manipulatory abilities.
4. While eating Tupaias prefer exposed sites and avoid eating on branches.
5. In order to defecate Tupaias go to certain sites on branches as a result of appetitive behaviour. Besides having common spots for defecation, each individual of a pair use its own individual places for this purpose. Coprophagy does not seem to be due to captivity.
6. While urinating Tupaias prefer horizontally elevated spots close to the ground level. In most of such cases they touch the substrate with their genitalia by bending in their hindlegs. A second form of micturation, which occurs rarely, and is restricted to males, is tripping whereby the urine is released in a dribbling way.
7. During the day the animal is urged to rest and selects certain spots beyond its sleeping box, preferably branches.
8. The various resting positions are described in detail. They depend on the intensity of the state of rest and the nature quality of the substrate. Outside the sleeping box a light sleep occurs as the highest intensity of rest, usually it is a state of drowsiness.
9. The total length of the daily rest differs in both sexes. The males rest less than the females, which show a preference to do this intermittingly.
10. The movements of yawning and stretching (Rekelsyndrom) which are not connected with appetitive behaviour are closely correlated with periods of rest.
11. The consistent patterns of toilet behaviour are analysed quantitatively. They are arranged in reference to the toilet organs and the areas of the body which are cleaned, regarding correlations of time and space. Comprehensive autogrooming is strongly adapted to branches.

Literatur

Andrew, R. J. (1964): The displays of the primates. In: Buettner-Janusch, J. (ed.), Evolutionary and genetic biology of primates. **2**, 227—310. London: Academic Press.

Aschoff, J. 1962): Spontane lokomotorische Aktivität. In: Kükenthal, W. (ed.), Handb. Zool. **8**, 11, 1—74.

Autrum, H; Holst, D. v. (1968): Sozialer „Streß" bei Tupaias *(Tupaia glis)* und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vgl. Physiol. **58**, 347—355.

Chiarelli, A. B. (1972): Taxonomic atlas of living primates. London: Academic Press.

Conaway, C. H.; Sorenson, M. W. (1966): Reproduction in tree shrews. In: Rowlands, I. W. (ed.), Comparative Biology of Reproduction in Mammals. Symp. Zool. Soc. London **15**, 471—492. London: Academic Press.

D'Souza, F.; Martin, R. D. (1974): Maternal behaviour and the effects of stress in tree shrews. Nature **251**, 309—311.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1972): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 3. Aufl. München: Piper.

Elliot, O. (1971): Bibliography of the Tree Shrews 1780—1969. Primates **12**, 323—414.

Fiedler, W. (1956): Übersicht über das System der Primates. In: Hofer, H.; Schultz, A. H.; Starck, D. (ed.), Primatologia. Handb. Primatenkunde. **1**, 1—266. Basel: Karger.

Hasler, J. F.; Sorenson, M. W. (1974): Behavior of the Tree Shrew, *Tupaia chinensis*, in Captivity. The American Midland Naturalist **91**, 294—314.

Hassenberg, L. (1965): Ruhe und Schlaf bei Säugetieren. Neue Brehm-Bücherei **338**, Wittenberg: Ziemsen.

Henrich, M. (1971): Morphologie und Topographie der facialen Vibrissen bei Tupaiinae Lyon 1913 und Ptilocercinae Lyon 1913 (Tupaiidae Mivart 1868). Dipl.-Arb., Gießen.

Hill, J. E. (1960): The Robinson Collection of Malaysian mammals. Bull. Raffles Mus. **29**, 1—112.

Hofer, H. (1957): Über das Spitzhörnchen. Natur und Volk **87**, 145—155.

Hoffmann, K. (1970a): Circadiane Periodik bei Tupajas *(Tupaia belangeri)* in konstanten Bedingungen. Zool. Anz. Suppl. **33**, 171—177.

— (1970b): Zur Synchronisation biologischer Rhythmen. Verh. dt. zool. Ges. Köln, 266—273, Stuttgart: Fischer.

— (1971): Splitting of the Circadian Rhythm as a Function of Light Intensity. In Symposium on biochronometry. 134—151. Washington, D. C.: National Academy of Sciences.

Holst, D. v. (1969): Sozialer Streß bei Tupajas *(Tupaia belangeri).* Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. Z. vgl. Physiol. **63**, 1—58.

— (1972a): Renal Failure as the Cause of Death in *Tupaia belangeri* Exposed to Persistent Social Stress. J. comp. Physiol. **78**, 236—273.

— (1972b): Die Nebenniere von *Tupaia belangeri.* J. comp. Physiol. **78**, 274—288.

— (1972c): Die Funktion der Nebennieren männlicher *Tupaia belangeri.* Nebennierengewicht, Ascorbinsäure und Glucocorticoide im Blut bei kurzem und bei andauerndem soziopsychischem Streß. J. comp. Physiol. **78**, 289—306.

— (1973): Sozialverhalten und sozialer Streß bei Tupajas. Umschau in Wissenschaft und Technik **73**, 8—12.

— (1974): Artgenossen als schädigende Umwelt. In: Immelmann, K. (ed.): Grzimeks Tierleben. Erg.-Band Verhaltensforschung. 534—550. Zürich: Kindler.

Kaufmann, J. H. (1965): Studies on the behavior of captive tree shrews *(Tupaia glis).* Folia primat. **3**, 50—74.

Kawai, M. (1965): Newly-acquired Precultural Behavior of the Natural Troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet. Primates. **6**, 1—30.

Kuhn, H.-J.; Starck, D. (1966): Die Tupaia-Zucht des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institutes. Natur und Museum **96**, 263—271.

Kuhn, H.-J.; Schwaier, A. (1973): Implantation, Early Placentation, and the Chronology of Embryogenesis in *Tupaia belangeri.* Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **142**, 315—340.

Lyon, M. W., jr. (1913): Tree shrews: An account of the mammalian family Tupaiidae. Proc. U. S. Nat. Mus. **45**, 1—188.

Martin, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in Tree-Shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. **25**, 409—495, 505—532.

Napier, J. R.; Napier, P. H. (1967): A handbook of living primates. London und New York: Academic Press.

Petter, J. J. (1962): Recherches sur lEcologie et lEthologie des Lèmuriens Malgaches. Mèm. Mus. Nat. Hist. Natur., N. S., A. Zool. **27**, 1—146.

— (1965): The Lemur of Madagascar. In: de Vore (ed.), Primate Behavoir, 292—319. New York: Holt, Rinehart and Winston.

Polyak, S. (1957): The Vertebrate Visual System. Chicago: University of Chicago Press.

Sauer, E. G. F.; Sauer, E. M. (1963): The South West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. J. sth. west Afr. sci. Soc., Windhoek, **16**, 5—36.

Schwaier, A. (1973): Breeding tupaias *(Tupaia belangeri)* in captivity. Z. Versuchstierk. **15**, 255—271.

— (1974a): Method of blood sampling and intraveneous injection in tupaias (tree shrews). Z. Versuchstierk. **16**, 35—36.

— (1964b): A cage for the successful maintenance of tree shrews *(Tupaia belangeri)* in captivity. Z. Versuchstierk. **16**, 337—340.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker 1891). In: Starck, D.; Schneider, R.; Kuhn, H.-J. (ed.), Progress in primatology. 1st Congress of the Int. Primat. Soc., 322—326. Stuttgart: G. Fischer.

— (1969): Die Bedeutung geruchlicher Orientierung beim Plumplori *Nycticebus coucang* Boddaert 1785 (Prosimii, Lorisidae). Z. Tierpsychol. **26**, 73—103.

Sorenson, M. W.; Conaway, C. H. (1964): Observations of tree shrews in captivity. Sabah Soc. J. **2**, 77—91.

— (1966): Observations on the social behavior of tree shrews in captivity. Folia primat. **4**, 124—145.

— (1968): The social and reproductive behavior of *Tupaia montana* in captivity. J. Mammal. **49**, 502—512.

SORENSON, M. W. (1970): Behavior of Tree Shrews. In: ROSENBLUM, L. A. (ed.), Primate Behavior Developments in Field and Laboratory Research. **1**, 141—193, New York und London: Academic Press.
SPRANKEL, H. (1960 a): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Nahrungsaufnahme I (Beuteerwerb, Kaubewegungen). Encyclopaedia cinematographica, Film E 296, Göttingen.
— (1960 b): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Nahrungsaufnahme II (Trinken, Lecken, Handgebrauch). Encyclopaedia cinematographica, Film E 297, Göttingen.
— (1960 c): *Tupaia glis* (Tupaiidae), Putzen. Encyclopaedia cinematographica, Film E 298, Göttingen.
— (1961 a): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard 1820) in Gefangenschaft. Z. wiss. Zool. **165**, 186—220.
— (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. **3**, 153—188.
TEMBROCK, G. (1971 a): Grundlagen der Tierpsychologie. 3. Aufl. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1971 b): Biokommunikation Informationsübertragung im biologischen Bereich Teil I. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1971 c): Biokommunikation Informationsübertragung im biologischen Bereich Teil II. Berlin: Akademie-Verlag.
— (1972): Tierpsychologie. Neue Brehm-Bücherei **455**, Wittenberg: Ziemsen.
— (1973): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. 2. Aufl. Jena: Fischer.
THENIUS, E.; HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin: Springer.
VANDENBERGH, J. G. (1963): Feeding, activity and social behavior of the tree shrew, *Tupaia glis*, in a large outdoor enclosure. Folia primat. **1**, 199—207.
WELKER, C. (1974): Verhaltensphysiologische Untersuchungen an *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae) in Gefangenschaft. Beiträge zum Fortpflanzungs- und Sozialverhalten, Harnwaschen, zur angeborenen Lerndisposition und Aktivitätsrhythmik aus vergleichend-ethologischer Sicht. Inaugural-Diss., Gießen.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. SPRANKEL und Dipl.-Biol. KLAUS RICHARZ, Zentrum für Neurologie (Neuropathologie), D-63 Gießen, Arndtstraße 16

Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis* (Chiroptera)

Von CH. OBST und U. SCHMIDT[1]

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 23. 7. 1975

Über die Leistung und Bedeutung des Geruchssinnes der europäischen Fledermäuse liegen nur wenige Untersuchungen vor. KOLB (1959, 1961) konnte zeigen, daß verschiedene Vespertilioniden sowohl bei der Nahrungssuche, als auch bei der Nahrungsauswahl olfaktorische Information verwerten können. Die Große Mausohrfledermaus *(Myotis myotis)* soll sogar spezielle Ultraschallaute (Riechlaute) besitzen, die dazu dienen, oberflächlich haftende Moleküle von der Beute abzulösen und dadurch deren

[1] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 101—108

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Konzentration zu erhöhen (Kolb 1973). Aufgrund dieser Untersuchungen ist zu erwarten, daß *Myotis* ein recht sensitives Geruchsorgan besitzt. Da Kolb bei seinen Versuchen Beuteinsekten als Duftquelle benutzt hat, waren keine quantitativen Aussagen über die Riechleistung möglich. Um einen Vergleich mit den von Schmidt (1975) untersuchten neotropischen frugivoren, omnivoren und sanguivoren Chiropteren zu ermöglichen, wurde die insektenfressende *Myotis myotis* mit der gleichen Konditionierungsmethode untersucht.

I. Material und Methode

Für diese Untersuchungen standen 4 ♀♀ Große Mausohrfledermäuse [*Myotis myotis* (Borckhausen, 1797)] zur Verfügung, die 1973 in Süddeutschland gefangen worden waren. Die Versuche wurden von März bis September 1974 durchgeführt, die Tiere während dieser Zeit bei Temperaturen von 22° bis 25° C gehalten. Die von Schmidt (1975) zur Riechschwellenbestimmung an neotropischen Chiropteren entwickelte Apparatur konnte ohne Abänderung für *Myotis* verwendet werden. In einem Spritzenolfaktometer wird dabei der Duftstoff in einen permanenten Luftstrom injiziert. Wenn der Riechstoff das Tier erreicht, wird ein elektrischer Schock appliziert. Die Fledermaus kann den Schock durch Anziehen eines Beines (Kontaktunterbrechung) vermeiden bzw. abschalten. Neben diesem Beinanzugreflex wurden noch Atmung und Herzschlag registriert (eine ausführliche Beschreibung der Methode findet sich in Schmidt 1975). Als Duftstoffe fanden folgende Substanzen Verwendung:

a. Fettsäuren (Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure)
b. Aldehyde (Formaldehyd, Acetaldehyd, Propionaldehyd, Butyraldehyd)
c. Alkohole (Methanol, Äthanol, Propanol, Butanol)
d. Buttersäuremethylester

II. Versuchsablauf und Ergebnisse

a. Eingewöhnung und Konditionierung

Die Fledermäuse wurden in einem drei Wochen dauernden Eingewöhnungsprozeß mit der Versuchsanlage vertraut gemacht. Während der ersten Tage wurden die Tiere lediglich in die Halterung eingespannt und sämtliche sich im Raum befindenden Geräte eingeschaltet. Nach einigen Tagen wurden die EKG- und Schockelektroden angelegt und im letzten Abschnitt der Eingewöhnungsphase das Spritzenolfaktometer in Betrieb genommen. Die Konditionierung begann mit Propanal, da die von Schmidt (1975) untersuchten Fledermausarten für diesen Stoff die niedrigste Riechschwelle aufwiesen. Von dem gasförmigen Duftstoff (conc.) wurden anfangs 0.025 ml injiziert (Verdünnungseffekt 1:200). Bei der vorgegebenen Durchflußgeschwindigkeit von 5 ml/s erreichte die Duftwelle nach 6 s die Nase der Fledermaus. Der Strafreiz erfolgte 8 s nach Injektionsende. Zwischen zwei Duftproben, die zur Vermeidung einer olfaktorischen Adaptation einen zeitlichen Abstand von 3 bis 5 Min. besaßen, lag eine variable, vor Versuchsbeginn festgelegte Anzahl von Kontrollversuchen mit reiner Luft. Die Luft wurde mit der Injektionsspritze direkt aus dem System entnommen. Die Versuche mit Propionaldehyd erstreckten sich über drei Wochen. Selbst bei konzentrierter Substanz, die später auch in größeren Mengen appliziert wurde (0,05 und 0,1 ml), zeigten die Tiere nur nach den ersten ein bis zwei Duftproben eine Atemreaktion. Bei allen weiteren Versuchen — pro Tag wurden 10—12 Duftproben verabreicht — war keine mit dem olfaktorischen Stimulus in Verbindung zu bringende Atemänderung zu beobachten. Da Propanal möglicherweise für *Myotis* nur einen sehr schwachen olfaktorischen Reiz darstellt, und dementsprechend der Strafreiz von den Tieren nicht zugeordnet werden kann, wurde die Konditionierung mit

Propanal abgebrochen. Bei Buttersäure, der zweiten Testsubstanz, waren die Ergebnisse ähnlich wie bei Propanal. Es wurden daraufhin folgende Substanzen getestet: Essigsäure, Buttersäuremethylester, Buttersäureäthylester, Formaldehyd, Methanol, Äthanol, Ameisensäure, Valeriansäure, Pyridin, Methylbenzoat, Trimethylamin und Ammoniak. Als Duftstoff für die Konditionierung wurde schließlich Ammoniak gewählt, da bei dieser Substanz die gleichmäßigste Atemreaktion auftrat. Zu Beginn wurde 0,1 ml der höchsten Konzentration (25 %) injiziert. Im Verlaufe der Konditionierung wurde die Menge auf 0,05 ml herabgesetzt. Bei beiden Konzentrationen bestand die Reaktion der Tiere in einer deutlichen Verlangsamung der Atmung. Die Konditionierung mit NH_3 beanspruchte vier Wochen. Während dieser Zeit wurde der elektrische Schock kontinuierlich von 8 s auf 10 s nach Injektionsende verschoben. Ein Tier, das sich nicht an die Anlage gewöhnte und sich durch heftige Befreiungsversuche mehrfach verletzte, wurde während dieser Zeit aus dem Versuch genommen.

b. Bestimmung der Riechschwelle für Ammoniak und Erläuterung des Auswertungsmodus

Mit den drei noch zur Verfügung stehenden Mausohren (M1, M2, M3) wurde die olfaktorische Reaktionsschwelle für NH_3 bestimmt. Wie Abb. 1 zeigt, bestand die Reaktion von M1 bei hohen Konzentrationen in einer Verlangsamung, bei niedrigen in einer Beschleunigung der Atmung. Abb. 2 gibt die Reaktion sämtlicher Tiere wieder. Ammoniak wird in höchster Konzentration (25 %, injizierte Gasmenge 0,1 ml ≙ Verdünnungseffekt von 1:50; 0,05 ml ≙ Verdünnungseffekt von 1:100)

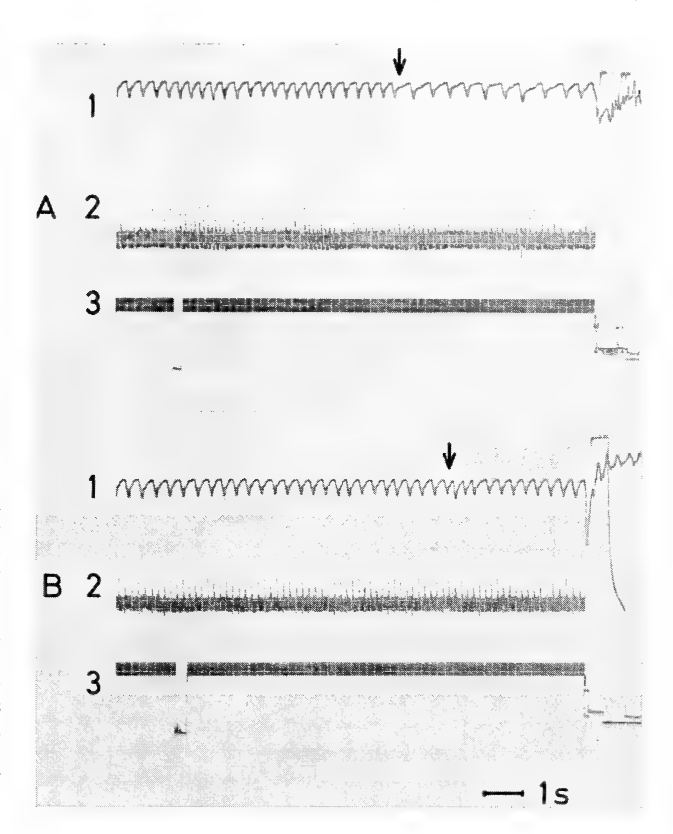


Abb. 1. Registrierbeispiel für Versuche mit Ammoniak (Versuchstier M1). A = 25 %, injizierte Gasmenge 0,1 ml; B = 10 %, injizierte Gasmenge 0,025 ml; Kanal 1 = Atembewegungen, Kanal 2 = EKG, Kanal 3 = Signalschreibung (Injektion des Geruchsstoffes, Schock, Kontaktunterbrechung); Pfeil = Beginn der Atemreaktion

von allen Tieren mit einer Verlangsamung der Atembewegungen beantwortet. Bei 25 % und einem Verdünnungseffekt von 1:200 reagiert M1 größtenteils (63 %) mit einer Beschleunigung, während der Anteil beschleunigter Reaktionen bei M2 und M3 nur 20 % bzw. 25 % beträgt. Bei olfaktorischen Reizen mit 10%iger Ammoniaklösung ist bei allen Tieren meist eine Erhöhung der Atemfrequenz zu verzeichnen; NH_3-Konzentrationen von 5 % und 3 % (injizierte Gasmenge 0,025 ml) werden von M1 und M2 ausschließlich mit einer Atembeschleunigung beantwortet. Systematische Änderungen der Herzfrequenz als Reaktion auf den Geruchsreiz waren sowohl bei Ammoniak, als auch bei allen anderen getesteten Duftstoffen nicht festzustellen, ebenfalls keine zeitliche Verschiebung des Reaktionsbeginns in Abhängigkeit von der Konzentration des Riechstoffes. Der Reaktionsbeginn fiel bei allen Tieren in die Zeit zwischen 6. und 8. Sekunde nach Injektionsende. Der Schock wurde regelmäßig durch Anziehen des rechten Beines abgeschaltet, jedoch trat nie eine Kontaktunterbrechung vor der elektrischen Reizung, allein aufgrund des olfaktorischen Reizes auf. Sowohl die Atmung als auch der Herzschlag von *Myotis* waren in Ruhe großen Schwankungen unterworfen; beide konnten sich ohne ersichtlichen Grund um ein Vielfaches beschleunigen oder verlangsamen. Die durchschnittliche Grundfrequenz der Atmung betrug 3,4 Atemzüge/s, das EKG hatte eine Grundfrequenz von 6,3 Schlägen/s. Auf eine statistische Auswertung der Atemreaktion mußte verzichtet werden, da die Streuung der Ruheatmung sehr groß war, die Fledermäuse olfaktorische Reize oft nur mit einer oder wenigen schnelleren (bzw. langsameren) Atembewegungen beantworteten und außerdem die folgenden, noch im Auswertungsbereich liegenden Atembewegungen häufig geringfügig verzögert (bzw. beschleunigt) waren, so daß die Reaktion numerisch nicht ins Gewicht fiel. NH_3 sowie alle anderen Substanzen wurden nach mehrfacher Überprüfung der Aufzeichnungen optisch ausgewertet. Als Reaktionsschwelle wurde festgelegt, wenn ein Tier in mehr als 30 % der Versuche eine deutliche Atemreaktion zeigte. Nach diesen Kriterien lagen die Schwellen für M1 und M2 bei 3 %iger, für M3 bei 10 %iger Ammoniaklösung. Da für NH_3 keine im Gaschromatographen bestimmten Dampfdrücke vorlagen, war es nicht möglich, die Schwellenwerte, wie bei den anderen Substanzen, in Duftmoleküle/cm^3 auszudrücken. Wie Versuche mit *Desmodus*

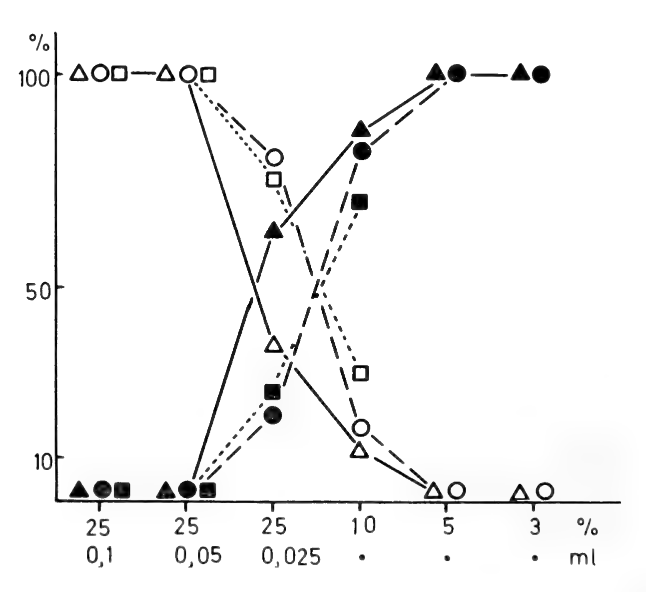


Abb. 2. Graphische Darstellung der Reaktion auf NH_3. Ordinate = Prozentualer Anteil der aus Beschleunigung bzw. Verzögerung bestehenden Atemreaktion. Abszisse = NH_3-Konzentration (Vol.-%) und injizierte Gasmenge. △ = M1; ○ = M2; □ = M3. Offene Symbole = Atemverzögerung, ausgefüllte Symbole = Atembeschleunigung

zeigten, ist die bei *Myotis* beobachtete Atemverzögerung bei hohen NH_3-Konzentrationen nicht stoffspezifisch. Die Vampirfledermaus beantwortete alle gebotenen NH_3-Konzentrationen mit einer deutlichen Atembeschleunigung. Die Riechschwelle für NH_3 wurde auch bei *Desmodus* optisch bestimmt; 0,01 %ige Ammoniaklösung wurde eben noch wahrgenommen (Verdünnungseffekt 1:200).

c. Schwellenbestimmung für Carbonsäuren, Aldehyde, Alkohole und Buttersäuremethylester

Die Schwellenbestimmung bei Carbonsäuren (C1–C4), Aldehyden (C1–C4), Alkoholen (C1–C4) und Buttersäuremethylester konnte nur mit zwei Mausohrfledermäusen (M1, M2) durchgeführt werden. In der Tabelle sind die Molekülzahlen/cm^3 für die Schwellenkonzentrationen sämtlicher Testsubstanzen aufgeführt und in Abb. 3 graphisch dargestellt.

Auf alle vier Carbonsäuren reagierten die Tiere mit einer Atembeschleunigung, die jedoch oft nur aus ein oder zwei eingeschobenen Atemzügen bestand. Buttersäure wird von M1 mit $8 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm^3 am besten wahrgenommen; es folgen Propionsäure mit $1{,}6 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm^3, Essigsäure mit $2{,}2 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm^3 und Ameisensäure mit $7 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm^3. M2 weist, bis auf Buttersäure ($1{,}6 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm^3) die gleichen Schwellenwerte auf.

Die Reaktion der beiden Mausohrfledermäuse auf Aldehyde war unterschiedlich. Formaldehyd (C1) und Acetaldehyd (C2) wurden von beiden Tieren mit einer Atembeschleunigung beantwortet. Propionaldehyd (C3) und Butyraldehyd (C4) führten bei hohen Konzentrationen zu einer Verlangsamung der Atmung. Der Umschlagpunkt lag bei Propanal für beide Tiere bei $2{,}5 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm^3. Niedrigere Konzentrationen wurden ausschließlich mit einer Frequenzerhöhung beantwortet; ein allmählicher Übergang von Atemverzögerung zu Atembeschleunigung, wie bei Ammoniak, war nicht zu beobachten. Butanal verursachte bei beiden Tieren bis zu einer Molekülzahl von $1{,}5 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm^3 eine Verzögerung der Atembewegungen. M1 reagierte bei $4{,}5 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm^3 mit einer Atembeschleunigung; von M2 wurde diese Molekülmenge nicht mehr beantwortet. M1 besitzt die niedrigste

Tabelle

Riechschwellen von *Myotis myotis* (M1 und M2)

Konzentrationsangaben in Moleküle/cm^3

	M 1	M 2
Ameisensäure	$7{,}0 \cdot 10^{15}$	$7{,}0 \cdot 10^{15}$
Essigsäure	$2{,}2 \cdot 10^{15}$	$2{,}2 \cdot 10^{15}$
Propionsäure	$1{,}6 \cdot 10^{15}$	$1{,}6 \cdot 10^{15}$
Buttersäure	$8{,}0 \cdot 10^{14}$	$1{,}6 \cdot 10^{15}$
Formaldehyd	$9{,}0 \cdot 10^{15}$	$2{,}7 \cdot 10^{15}$
Acetaldehyd	$1{,}7 \cdot 10^{11}$	$8{,}0 \cdot 10^{13}$
Propionaldehyd	$2{,}5 \cdot 10^{11}$	$2{,}5 \cdot 10^{14}$
Butyraldehyd	$4{,}5 \cdot 10^{14}$	$3{,}0 \cdot 10^{16}$
Methanol	$> 1{,}0 \cdot 10^{17}$	$> 1{,}0 \cdot 10^{17}$
Äthanol	$> 6{,}0 \cdot 10^{16}$	$> 6{,}0 \cdot 10^{16}$
Propanol	$> 3{,}2 \cdot 10^{16}$	$> 3{,}2 \cdot 10^{16}$
Butanol	$4{,}6 \cdot 10^{15}$	$> 4{,}6 \cdot 10^{15}$
Buttersäuremethylesther	$3{,}0 \cdot 10^{16}$	$6{,}0 \cdot 10^{16}$

Riechschwelle für Acetaldehyd ($1{,}7 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³), es folgen Propanal mit $2{,}5 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³, Butanal mit $4{,}5 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm³ und Formaldehyd mit $9 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm³. Auf Acetaldehyd entfällt auch bei M2 die geringste Molekülzahl/cm³, jedoch liegt die Schwelle mit $8 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm³ ebenso wie die von Butanal ($3 \cdot 10^{16}$ Moleküle/cm³) um 10^2, die von Propanal ($2{,}5 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm³) um den Faktor 10^3 höher als bei M1. Formaldehyd wird mit $2{,}7 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm³ geringfügig besser perzipiert.

Schwellenbestimmungen erfolgten für die Alkohole von C1 bis C4. Bei Methanol, Äthanol und Propanol wurde selbst bei den höchsten in dieser Apparatur herstellbaren Duftkonzentrationen nicht reagiert. Die Schwellen lagen bei Methanol über $1 \cdot 10^{17}$ Moleküle/cm³, bei Äthanol über $6 \cdot 10^{16}$ Moleküle/cm³ und bei Propanol über $3{,}2 \cdot 10^{16}$ Moleküle/cm³. Butanol löste lediglich bei M1 bei $4{,}6 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm³ eine Atembeschleunigung aus. Die Schwelle für M2 lag über diesem Wert.

Die Reaktion auf Buttersäuremethylester bestand in einer Verringerung der Atemfrequenz. Die Schwelle war schon bei konzentrierter Substanz erreicht und lag für M1 bei $3 \cdot 10^{16}$ Moleküle/cm³, für M2 bei $6 \cdot 10^{16}$ Moleküle/cm³.

III. Diskussion

Ein Vergleich der jeweils besten olfaktorischen Schwellenwerte von *Desmodus rotundus* und *Myotis myotis* zeigt, daß die Riechleistung der Vampirfledermaus für alle untersuchten Stoffe 10^1 bis 10^8 mal größer ist als die der Mausohrfledermaus (Abb. 3 u. 4). Bei den Carbonsäuren nehmen beide Arten Buttersäure am besten wahr, jedoch können im Gegensatz zu *Desmodus* ($3 \cdot 10^{10}$ Moleküle/cm³) bei *Myotis* erst $8 \cdot 10^{14}$ Moleküle/cm³ eine Reaktion auslösen. Propionsäure wird von *Desmodus* noch 10^3 mal besser wahrgenommen, während sich die Schwellenwerte bei Essigsäure

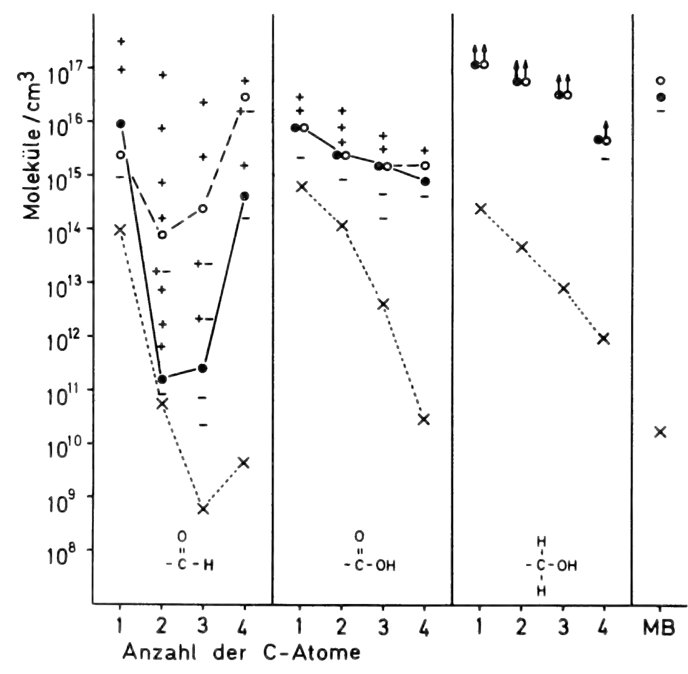


Abb. 3. Vergleich der Geruchsschwellen von M1, M2 und *Desmodus* für Aldehyde, Carbonsäuren und Alkohole. ● = M1; ○ = M2; × = *Desmodus*. Ordinate = Duftmoleküle/cm³, Abszisse = Geruchssubstanz. Die untersuchten Konzentrationen sind je nach Reaktion der Tiere mit + oder — gekennzeichnet

und Ameisensäure angleichen. Bei beiden Arten ist eine Zunahme von C1 bis C4 zu verzeichnen. Auch die Aldehyde werden von *Desmodus* um ein Vielfaches besser perzipiert. Die aufsteigende Schwellenfolge von Propanal ($6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm³) über Butanal und Äthanal bis zu Formol ($9 \cdot 10^{13}$ Moleküle/cm³) ist bei *Myotis* nicht vorhanden. Die Mausohren haben die niedrigste Schwelle für Acetaldehyd ($1{,}7 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³); es folgen Propanal, Butanal und schließlich Formol mit $2{,}7 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm³. Die Geruchsschwellen für die Alkohole liegen ebenfalls über denen von *Desmodus.* Butanol wird von beiden Fledermausarten am besten wahrgenommen (*Desmodus* $9 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³; *Myotis* $4{,}6 \cdot 10^{15}$ Moleküle/cm³), die Schwelle liegt bei *Desmodus* jedoch 10 000mal niedriger als bei *Myotis.* Da Schwellenbestimmungen für die kurzkettigen Alkohole nicht durchgeführt werden konnten, ist es ungewiß, ob die Riechleistung auch bei Myotis mit fallender C-Atomzahl abnimmt. Bei Buttersäuremethylester treten die größten Unterschiede in der Riechleistung der beiden Fledermausarten auf. Auch bei einem Vergleich mit *Desmodus, Phyllostomus* und *Artibeus* für Propanal, Buttersäure und Buttersäuremethylester erreichen die Mausohren nie die Riechleistung der anderen Fledermausarten. Die Schwellen dieser drei südamerikanischen Spezies weichen bei allen drei Substanzen höchstens um den Faktor 10^2 voneinander ab. *Myotis* dagegen weist selbst gegenüber dem jeweils schlechtesten Tier eine um das 10- bis 100 000fach erhöhte Riechschwelle auf. Die geringste Streuung zwischen den Arten ist bei Propanal festzustellen. *Desmodus* und *Phyllostomus* reagieren bei $6 \cdot 10^8$ Moleküle/cm³, *Artibeus* benötigt $2 \cdot 10^9$ Moleküle/cm³ und *Myotis* $2{,}5 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm³ der Testsubstanz (Abb. 4). Wie schon SCHMIDT (1975) vermutete, scheinen die verschiedenen Spezies unterschiedliche Geruchsspektren zu besitzen. Deutlich wird dies bei einem Vergleich mit *Desmodus:* Die Schwellenwerte für kurzkettige Säuren (C1 und C2) liegen relativ eng beieinander, während sie für höhermolekulare Substanzen weit auseinanderklaffen. Für Propionsäure unterscheiden sich die Schwellen um den Faktor 10^3, für Buttersäure um den Faktor 10^4. Das gleiche Bild ergibt sich für die Aldehyde. Während die Schwellen für Formaldehyd und Acetaldehyd nur um den Faktor 10^2 bzw. 10^1 differieren, ist bei langkettigen Molekülen wieder eine große Abweichung zu beobachten. Auch hier vergrößern sich die Differenzen mit zunehmender C-Atomzahl.

Generell läßt sich sagen, daß die Riechfähigkeit der Mausohrfledermäuse für die untersuchten Substanzen, verglichen mit derjenigen der drei anderen Arten, relativ schlecht ist. Ergebnisse von BHATNAGER und KALLEN (1974), die die Morphologie der Nasenhöhle und damit verbundene Strukturen für

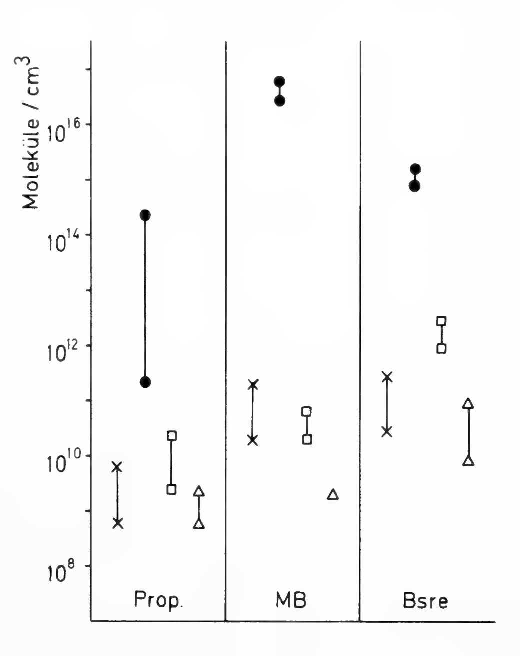


Abb. 4. Vergleich der Riechschwellen von *Myotis* (●), *Desmodus* (×), *Artibeus* (□) und *Phyllostomus* (△) für Propanal, Buttersäuremethylester und Buttersäure. Ordinate = Geruchsmoleküle/cm³

Artibeus jamaicensis und *Myotis lucifugus* untersuchten, bestätigen für *Myotis* ein im Vergleich zu *Artibeus* erheblich schlechteres Riechvermögen. Schon die anatomischen Differenzen weisen auf einen höher entwickelten Geruchssinn bei *Artibeus* hin. Das Riechepithel ist hier nahezu doppelt so dick wie bei *Myotis,* die Riechzellen sind dichter gepackt, und auch die Bulbi olfactorii weisen einen doppelt so großen Durchmesser auf. Für die beiden Autoren ist nicht die Größe der Rezeptorzellen (Kolb 1971), sondern einzig und allein die Epitheldicke und die damit in Zusammenhang stehende Zahl der Riechzellen ausschlaggebend für die Riechleistung eines Tieres. Durch weitere Untersuchungen muß geklärt werden, ob es biologisch wichtige Duftstoffe oder Duftstoffgemische gibt, für die *Myotis myotis* ein besseres Riechvermögen besitzt, als für die hier untersuchten Substanzen. Die Bedeutung des Geruchssinnes für diese Fledermausart läßt sich noch nicht überlicken.

Zusammenfassung

Mit einer Konditionierungsmethode wurden bei Großen Mausohrfledermäusen *(Myotis myotis)* olfaktorische Schwellen bestimmt. Von den 14 untersuchten Substanzen (Ammoniak, aliphatische Aldehyde, Säuren, Alkohole und Ester) fand sich bei Acetaldehyd mit $1{,}7 \cdot 10^{11}$ Moleküle/cm^3 die niedrigste Riechschwelle. Im Vergleich zu neotropischen Chiropteren *(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus* und *Phyllostomus discolor)* besitzt die Große Mausohrfledermaus für die untersuchten Duftstoffe um den Faktor 10^1 bis 10^7 mal höhere Schwellenwerte.

Summary

Studies on the olfactory ability of the Large Mouse-eared Bat (Myotis myotis)

Olfactory thresholds of 14 odorants (ammonia, aliphatic aldehyds, acids, alcohols, ester) were established with a conditioning method in the european vespertilionid bat *Myotis myotis.* The lowest threshold was found in acetic aldehyde with $1{,}7 \cdot 10^{11}$ molecules/cm^3. In comparison with the olfactory ability of neotropical bats *(Desmodus rotundus, Artibeus lituratus, Phyllostomus discolor)* the threshold values of *Myotis* are much lower, they differ 10^1 to 10^7 times.

Literatur

Bhatnager, K. P.; Kallen, F. C. (1974): Morphology of the nasal cavities and associated structures in *Artibeus jamaicensis* and *Myotis lucifugus.* Am. J. Anat. **139**, 167—190.

Kolb, A. (1959): Über die Nahrungsaufnahme einheimischer Fledermäuse vom Boden. Verh. der Dtsch. Zool. Ges. Frankfurt, 162—168.

— (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44**, 550—564.

— (1971): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. Z. Säugetierkunde **36**, 202—213.

— (1973): Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus *(Myotis myotis).* Z. Säugetierkunde **38**, 277—284.

Schmidt, U. (1975): Vergleichende Riechschwellenbestimmung bei neotropischen Chiropteren. Z. Säugetierkunde **40**, 269—298.

Anschrift der Verfasser: Ch. Obst und Dr. U. Schmidt, Zoologisches Institut, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Zur stammesgeschichtlichen Herkunft von *Tremarctos* (Ursidae, Mammalia)

Von E. Thenius

Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Wien

Eingang des Ms. 14. 4. 1975

Einleitung

Der Brillenbär, *Tremarctos ornatus* (F. Cuvier), ist der einzige rezente Vertreter der Ursiden in Südamerika. Der geographischen Sonderstellung dieser Art entsprechen zahlreiche morphologische und physiologische Besonderheiten. Sie haben nicht nur zur generischen Abtrennung, sondern, gemeinsam mit fossilen Verwandten (z. B. *Arctodus = Arctotherium),* auch zur Abgliederung einer eigenen Unterfamilie (Tremarctinae = Arctotheriinae) geführt (Merriam und Stock 1925). Wie bereits Merriam und Stock (1925) betonen, lassen sich die pleistozänen und rezenten Bären in zwei deutlich getrennte Gruppen (Ursinae und Tremarctinae) aufteilen. Die von Erdbrink (1953) vertretene Auffassung, *Tremarctos* nur als Subgenus von *Ursus* zu bewerten, ist auf Grund starker morphologischer Unterschiede im Bau des Schädels und des Gebisses nicht aufrechtzuerhalten. Dazu kommt noch die von sämtlichen übrigen rezenten Bären abweichende Zahl der Chromosomen. Nach Wurster (1969) und Ewer (1973) beträgt die Chromosomenzahl $2n = 52$. Sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der für die übrigen Ursiden kennzeichnenden Zahl ($2n = 74$).

Auch Kurtén (1966, 1967), der sich in den letzten Jahren eingehend mit den eiszeitlichen Bären Nordamerikas befaßt hat, trennt *Tremarctos* und seine fossilen Verwandten als Angehörige einer eigenen Unterfamilie (Tremarctinae) ab. Kurtén (1966) kommt zu dem interessanten Ergebnis, daß *Tremarctos* mit einer großwüchsigen Art *(Tr. floridanus),* die von Gidley (1928) ursprünglich *Arctodus* zugeordnet wurde, im Jung-Pleistozän auch in Nordamerika heimisch war. Diese großwüchsige Art weist nach Kurtén zwar verschiedene gemeinsame Merkmale mit dem europäischen Höhlenbär *(Ursus spelaeus)* des Jung-Pleistozäns auf, die jedoch eindeutig als Konvergenzerscheinungen zu deuten sind. *Tremarctos floridanus,* der Floridabär, läßt sich mit dem Andenbären *(Tr. ornatus)* auf eine gemeinsame *ornatus*-ähnliche Stammform zurückführen. Damit ist aber noch nichts über die eigentliche stammesgeschichtliche Herkunft von *Tremarctos* ausgesagt.

Besteht also hinsichtlich der taxonomischen Zuordnung und der Gliederung der Kurzschnauzenbären Einhelligkeit, so gibt es verschiedene Ansichten über die stammesgeschichtliche Abkunft der Tremarctinae, die zugleich mit verbreitungsgeschichtlichen Problemen verknüpft sind. So hat der Nachweis von Agriotheriinen[1] (= *„Hyaenarctos"* und verwandte Gattungen) im nordamerikanischen Pliozän (s. Freudenberg 1910; Frick 1921) die Auffassung gestützt, in diesen Ursiden die Stammformen der Kurzschnauzenbären *(Arctodus* und *Tremarctos)* zu sehen (Frick 1921; Merriam und Stock 1925; Piveteau 1961; Müller 1970). Tatsächlich sind gewisse

[1] Entspricht Hemicyoninae bei Piveteau (1961) und Müller (1970).

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 109—114

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Ähnlichkeiten im Gebiß vorhanden. Die folgende Gebißanalyse soll aufzeigen, wie weit diesen Ähnlichkeiten auch tatsächlich verwandtschaftliche Beziehungen entsprechen.

Für die Überlassung von Vergleichsmaterial sei auch an dieser Stelle den Herren Hofrat Dr. F. Bachmayer und Dr. Dipl.-Ing. K. Bauer, Naturhistorisches Museum Wien, sowie Prof. Dr. R. Sieber, Geologische Bundesanstalt Wien, mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Beschreibung und Analyse des Gebisses von *Tremarctos*

Das Backengebiß von *Tremarctos ornatus* scheint auf den ersten Blick nicht grundsätzlich von dem anderer primitiver Bären (z. B. *Helarctos, Euarctos)* verschieden zu sein. Eine genaue Analyse der Molaren und des P^4 zeigen jedoch deutliche konstante Merkmalsverschiedenheiten gegenüber Angehörigen der Ursinae, die hier zum Vergleich herangezogen wurden. Besonders wichtig ist der Bau des Kronenmusters vom M_1 und M_2 sowie der P^4 überhaupt.

Der M_1 zeigt den für Ursiden typischen Grundplan aus dem ± schneidend entwickelten Trigonid und dem gut ausgebildeten flacheren Talonid. Das Trigonid setzt sich aus dem Haupthöcker (Protoconid), der mit diesem durch eine Schneide verbundenen Paraconidklinge und dem durch eine Kerbe vom Protoconid getrennten Metaconidhöcker zusammen. Interessant ist, daß die Para-Protoconidklinge buccal meist deutliche Schliffflächen, die durch den antagonistisch wirkenden P^4 entstanden sind, erkennen läßt. Derartige Schliffflächen fehlen praktisch dem M_1 der Ursinae, finden sich aber auch bei *Tremarctos floridanus* (s. Kurtén 1966, Fig. 7). Das Trigonid ist durch seine Schmalheit deutlich vom breiteren Talonid abgesetzt. Wichtig ist, daß am distalen Abhang des Protoconidhöckers ein eigener, kleiner konischer Höcker ausgebildet ist, wie er in dieser Stellung und Ausbildung von den Ursinae nicht bekannt ist. Die Buccalwand des Protoconidhöckers ist im Gegensatz zu jener bei den echten Bären nicht konvex, sondern leicht konkav gekrümmt. Der Metaconidhöcker ist einfach ausgebildet und durch eine tiefe Furche vom gleichfalls einfachen Entoconidhöcker getrennt. Das Talonid besteht aus dem schmalen Entoconid- und dem bedeutend breiteren Hypoconidhöcker, der distal in einen Kamm ausläuft, der zugleich die caudale Begrenzung der Talonidgrube bildet. Die Talonidgrube ist nur seicht ausgebildet, der Entoconidhöcker ist durch eine Kerbe von diesem distalen Kamm getrennt. Durch die Ausbildung von Trigonid und Talonid sind grundsätzliche Unterschiede gegenüber den Angehörigen der Ursinae vorhanden.

Bei diesen besitzt das Talonid ein tiefes Längstal, wie überhaupt die Innen- und Außenhöcker des M_1 deutlich durch eine Furche voneinander getrennt sind. Dadurch, durch die Ausbildung eines zusätzlichen Höckers vor dem Metaconid und einen kleineren Paraconidhöcker sind morphologische und proportionelle Unterschiede gegeben, die in ähnlicher Weise auch im Bau des M_2 zum Ausdruck kommen. Die oben für *Tremarctos ornatus* angeführten Merkmale im Bau des M_1 finden sich auch bei *Arctodus (= Arctotherium = Tremarctotherium = Pararctotherium).*

Der M_2 von *Tremarctos* zeigt gleichfalls den ursiden Bau durch die Verlängerung der Zahnkrone und seine gleichmäßige Breite, doch sind auch hier im Kronenmuster deutliche Unterschiede gegenüber den Ursinae festzustellen. Das Relief des M_2 ist viel niedriger als beim M_1, der Metaconidhöcker ist — wie auch bei den Ursinae — der höchste Höcker. Fast genau gegenüber dem Metaconid liegt der etwas niedrigere Protoconidhöcker. Beide sind durch eine median eingesenkte Crista miteinander verbunden. Die Paraconidpartie ist zwar weitgehend reduziert, doch im Vergleich zu den Ursinae etwas kräftiger ausgebildet, wodurch der ursprüngliche Charakter des Trigonids noch deutlich zum Ausdruck kommt (vgl. Buccalansicht). Zwischen dem Trigonid

und dem Talonid ist außen ein, vom Protoconid durch eine deutliche Kerbe getrennter Höcker ausgebildet. Dadurch und durch einen weiteren etwas median davon gelegenen Höcker, der nicht wie bei den Ursinae als mesio-distal verlaufender Kamm entwickelt ist, sondern als selbständiger Höcker eine in Richtung Protoconid verlaufende Crista erkennen läßt, ergibt sich ein von den Ursinae deutlich abweichendes Kronenmuster. Die Zahnkrone selbst ist relativ länger als bei den Ursinae, der Zahn somit relativ schmäler.

Der P^4 entspricht im Grundmuster dem der Ursinae, doch ist die Zahnkrone mehr schneidend ausgebildet, was auch mit dem typischen Anschliff des M_1 in Zusammenhang steht. Der Innenhöcker ist nur schwach ausgebildet und verschmilzt mit dem Cingulum. Er liegt ähnlich wie bei *Ursus americanus* und *U. thibetanus* etwas vor der Kerbe zwischen Proto- und Metaconidklinge und damit weiter vorne als bei *Ursus arctos.* Die Zahl der Wurzeläste variiert bei *Tremarctos ornatus* zwischen drei und zwei, wobei Innen- und Hinterwurzel miteinander verschmelzen (vgl. Kurtén 1966). Dennoch sind im letzteren Fall zwei getrennte Pulpakanäle festzustellen (s. Thenius 1958). Somit sind auch hier deutliche Unterschiede gegenüber den Ursinae vorhanden.

Mit dieser Charakterisierung ist aufgezeigt, daß die taxonomisch wichtigsten Backenzähne (P^4, M_1 und M_2) von *Tremarctos ornatus* in manchen Merkmalen ursprünglichere Züge als die Ursinae (einschließlich *Helarctos)* aufweisen, was für eine frühzeitige Trennung von Tremarctinae und Ursinae spricht. Die Trennung muß bereits erfolgt sein, bevor es zur Abspaltung der zu *Helarctos malayanus* führenden Linie gekommen ist. Dies läßt sich mit Sicherheit als Ergebnis der obigen Analyse ableiten.

Dieses Ergebnis wird durch den Bau des Schädels bestätigt, der vom Typ der Ursinae stark abweicht. Gleiches gilt für den Unterkiefer, bei dem die Fossa masseterica durch eine kräftige Crista von der Fossa praemasseterica getrennt ist. Eine Eigenheit, die den Ursinae fehlt. Mit dieser Feststellung ist jedoch auch die Erkenntnis verbunden, daß es bei Tremarctinae und Ursinae verschiedentlich zu Parallelentwicklungen gekommen sein muß, wie etwa die Vergrößerung von M^2 und M^3 erkennen läßt.

Bemerkungen zur Stammesgeschichte

Geht aus der Gebißanalyse die frühzeitige Aufspaltung der Tremarctinae und Ursinae hervor, so ist nunmehr die Frage nach der stammesgeschichtlichen Herkunft zu klären. Wie weit können Fossilfunde Aufschluß geben?

Im Jahre 1926 hat Ch. Frick aus dem nordamerikanischen Pliozän (Eden beds) von Kalifornien Reste eines Ursiden als *Plionarctos edensis* beschrieben. Außer den Maxillarbackenzähnen ($P^4 - M^2$) ist nur der M_2 bekannt. Bereits Frick (1926, S. 116) stellt fest, daß *Plionarctos edensis* der Gattung *Tremarctos* nähersteht als *Ursus* oder *Helarctos.* Dies gilt nicht nur für den Bau des P^4 und die Proportionen der bei *Plionarctos edensis* stark abgekauten Maxillarmolaren (M^1 und M^2), sondern auch für den M_2, der die für die Ursinae kennzeichnenden Merkmale vermissen läßt. Er ist zwar etwas primitiver als *Tremarctos ornatus* und rechtfertigt dadurch eine generische Abtrennung, doch läßt die Übereinstimmung eine Zuordnung zur Unterfamilie Tremarctinae zu. *Plionarctos edensis* stammt nach Frick (1926) aus dem Eden Lower Pliocene. Abgesehen von der durch die wechselnde Grenzziehung zwischen Miozän und Pliozän bedingten unterschiedlichen Zuordnung derartiger Schichten einerseits zum Alt-Pliozän (Lower Pliocene), andererseits zum Jung-Miozän, zeigt die Begleitfauna durch das Auftreten von *Hypolagus, Prosthennops, Pliauchenia, Procamelus, Pliohippus* und *Rhynchotherium* (s. Frick 1921, S. 340), daß die „Eden beds“ in den

Badlands des San Timoteo Canyon und Bautista Creek nicht dem älteren, sondern dem jüngeren Pliozän (Hemphillian) zuzuordnen sind. Wenngleich über die Parallelisierung des Hemphillian mit dem europäischen Neogen keine endgültige Aussage möglich ist, so spricht das Auftreten von *Hypolagus, Pliohippus* und *Rhynchotherium* (= *Trilophodon shepardi edensis* bei Frick 1921; vgl. Osborn 1936 und Tobien 1973) für die Einstufung in das Jung-Pliozän (Astiano). *Plionarctos edensis* ist weiters Zeitgenosse von *Agriotherium* (= *„Hyaenarctos"*), das durch *A. gregoryi* (Frick 1921) nachgewiesen ist, sowie von *Indarctos* (vgl. *I. oregonensis;* Schultz und Martin 1975).

Die von Kretzoi (1941) als *Plionarctos* (?) *stehlini* bezeichnete kleine Bärenform aus dem europäischen Altquartär ist, wie Thenius (1958) zeigen konnte, ein Angehöriger der Schwarzbärengruppe (Subgenus *Euarctos* = *Selenarctos),* der nichts mit den Tremarctinae zu tun hat. Diese, als *Ursus (Euarctos) mediterraneus* (F. Major) zu bezeichnende Art steht *U. thibetanus* nahe, so daß eine nur subspezifische Abtrennung von dieser Art möglich erscheint. Diese altpleistozäne Form wurde in der älteren Literatur meist mit *Ursus arvernensis* (= *minimus)* aus dem Villafranchium identifiziert. Der von Kretzoi (1941) gewählte Name ist jedoch nicht nur als Synonym von *Ursus mediterraneus* F. Major, 1873, einzuziehen, sondern auch wegen der Zugehörigkeit zu *Ursus (Euarctos)* nicht verwendbar.

Auch *Ursus schertzi* Dehm, 1943, aus dem Riß-Löß von Achenheim, der morphologisch *„Plionarctos stehlini"* nahesteht, ist ein Angehöriger der Schwarzbärengruppe. Er verhält sich etwas evoluierter als *Ursus mediterraneus,* so daß eine etwaige subspezifische Abtrennung von *U. mediterraneus* diskutabel erscheint (s. Thenius 1958). Erdbrink (1953) identifiziert *U. schertzi* mit *U. thibetanus,* allerdings faßt Erdbrink den Artbegriff etwas weiter als üblich. Jedenfalls besteht über die Zugehörigkeit zu den altweltlichen Schwarzbären kein Zweifel.

Heller (1949), der sich eingehender mit den ältest- und altquartären kleinen Bärenformen Europas befaßt hat, zählt allerdings nicht nur *U. stehlini* zu *Plionarctos,* das von ihm nur als Subgenus gewertet wird, sondern auch (?) *U. arvernensis* aus dem Villafranchium Europas, und *U. angustidens* aus dem ostasiatischen Altquartär (s. Zdansky 1928). Für die Zuordnung zu *Plionarctos* besteht kein Anlaß. *Ursus arvernensis (= minimus)* ist ein primitiver Angehöriger der Ursinae und kein Tremarctinae (vgl. Viret 1954).

Somit ist *Plionarctos* bisher nur aus Nordamerika bekanntgeworden, eine tiergeographisch wichtige Feststellung.

Mit dem Nachweis von *Ursus minimus* im Jung-Pliozän Europas als Angehörigem der Ursinae bestätigt sich die obige Feststellung von der bereits früh erfolgten Trennung in Tremarctinae und Ursinae. Diese muß spätestens im Alt-Pliozän (Pannon = Jung-Miozän der marinen Chronologie) erfolgt sein. Aufgrund der bedeutenden morphologischen Differenzen gegenüber *Agriotherium* und *Indarctos* ist eine Ableitung von diesen überdies annähernd gleichaltrigen Angehörigen der Agriotheriinae nicht möglich. Wie bereits an anderer Stelle (Thenius 1958) erwähnt, lassen sich sowohl die Tremarctinae als auch die pliozänen Agriotheriinen auf gemeinsame miozäne Stammformen zurückführen, die im Formenkreis von *Ursavus* zu finden sein dürften. Aus diesem sind jedoch nicht nur die neuweltlichen Tremarctinae, sondern auch die Ursinae hervorgegangen, wie morphologische Übergangsformen *(Ursavus ehrenbergi)* wahrscheinlich machen (Thenius 1947).

Während Ursinae mit den Schwarz- bzw. Braunbären erst im Pleistozän nach Nordamerika gelangten, sind die Vorfahren der Kurzschnauzenbären bereits im älteren Pliozän (= Jung-Miozän) von Asien her über die damals landfeste Beringbrücke in Nordamerika eingewandert. Sie brachten im Pleistozän neben *Tremarctos*

auch die großwüchsigen Arctotherien (Gattung *Arctodus)* hervor, die jedoch mit dem Ende des Pleistozäns wieder ausstarben (Kurtén 1967).

Zusammenfassung

Eine Gebißanalyse von *Tremarctos ornatus* zeigt, daß die Trennung von Ursinae *(Ursus, Melursus, Helarctos)* und Tremarctinae *(Tremarctos, Arctodus)* bereits frühzeitig erfolgt sein muß. Dies wird bestätigt durch Fossilfunde, indem *Plionarctos edensis* aus dem Jung-Pliozän Nordamerikas als Angehöriger der Tremarctinae, *Ursus minimus (=„arvernensis")* aus dem Jung-Pliozän Europas hingegen als Ursine zu klassifizieren sind. Die Aufspaltung in die Tremarctinae und Ursinae ist demnach spätestens im jüngsten Jung-Miozän (= Alt-Pliozän = Pannon + Pont) vollzogen gewesen. Die Einwanderung der Vorfahren von *Tremarctos* und *Arctodus* in Nordamerika von Asien her erfolgte bereits im Pliozän, jene der Ursinae (Subgenus *Euarctos* und *Ursus)* erst im Pleistozän. Tremarctinae und Ursinae lassen sich auf *Ursavus*-ähnliche Formen des Mittelmiozäns zurückführen. *Tremarctos ornatus* weicht als einzige lebende Art der Tremarctinae auch durch die Chromosomenzahl von den Ursinae deutlich ab.

Summary

On the origin of the genus Tremarctos (Ursidae, Mammalia)

An analysis of the teeth of *Tremarctos ornatus* makes evidently, that the separation of Ursinae *(Ursus, Melursus, Helarctos)* and Tremarctinae *(Tremarctos, Arctodus)* must have taken place already in early time. Fossil remains confirm this, because *Plionarctos edensis* from the Late Pliocene of North America must be classified as a member of the Tremarctinae, but *Ursus minimus (= "arvernensis")* from the Late Pliocene of Europe as Ursine. The division in Tremarctinae and Ursinae occurred in the youngest Late-Miocene (= „Alt-Pliozän" = Pannon + Pont) at the latest. The immigration of the ancestors of *Tremarctos* and *Arctodus* in North America from Asia took place already in the Pliocene, that of Ursinae (Subgenus *Euarctos* and *Ursus)* at first in the Pleistocene. Tremarctinae and Ursinae can be traced back to forms similar *Ursavus* of the Middle-Miocene. *Tremarctos ornatus,* as the only living species of Tremarctinae, also is differing from the Ursinae by the number of chromosoms.

Literatur

Dehm, R. (1943): Ein besonders kleiner Bär (*Ursus schertzi* n. sp.) aus dem Löß von Achenheim bei Straßburg im Elsaß. N. Jb. Miner. etc. B, Mh. 1943, 137—153, Stuttgart.

Erdbrink, D. P. (1953): A review of fossil and recent bears of the Old World. Proefschrift, XII + 597 S. Deventer: J. de Lange.

Ewer, R. F. (1973): The Carnivores. The World Naturalist, XV + 494, London: Weidenfeld & Nicolson.

Freudenberg, W. (1910): Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. 1. Carnivoren. Geol. und Paläont. Abh. **13,** 198—209.

Frick, Ch. (1921): Extinct vertebrate faunas of the Badlands of Bautista Creek and San Timoteo Canon, Southern California. Bull. Univ. Calif. Publ., Geol. **12,** 277—424.

— (1926): The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **56,** 1—119.

Gidley, J. W. (1928): A new species of bear from the Pleistocene of Florida. J. Washington Acad. Sci. **18,** 430—433.

Heller, Fl. (1949): *Ursus (Plionarctos) stehlini* Kretzoi, der kleine Bär aus dem altdiluvialen Sanden von Mauer-Bammenthal und Mainz-Wiesbaden. Sitz.-Ber. Heidelbg. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Jg. 1949, **11.** Abh., 451—508.

Kretzoi, M. (1941): Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Gombaszög. Ann. Mus. Nation. Hungar. **34,** 105—138.

Kurtén, B. (1966): Pleistocene bears of North America. 1. Genus *Tremarctos,* spectacled bears. Acta Zool. Fennica **115,** 1—20.

— (1967): Pleistocene bears of North America. 2. Genus *Arctodus,* short-faced bears. Acta Zool. Fennica **117,** 1—60.

Major, C. J. Forsyth (1873): Remarques sur quelques mammifères posttertiaires de l'Italie. Atti Soc. Ital. Sci. natur. **15,** 373—399.

Merriam, J. C.; Stock, Ch. (1925): Relationships and structure of the short-faced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 347, 1—35.

Müller, A. H. (1970): Lehrbuch der Paläozoologie III. Vertebrata. Teil 3. Mammalia. XV + 855 S. Jena: G. Fischer.

Osborn, H. F. (1936): Proboscidea I. Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. XL + 802 S. New York: Amer. Mus. Press.

Piveteau, J. (1961): Carnivora. Traité de Paléont. VI/1. 641—820. Paris: Masson et Cie.

Schultz, C. B.; Martin, L. D. (1975): Bears (Ursidae) from the Late Cenozoic of Nebraska. Bull. Univ. Nebraska State Mus. **10**, 47—54.

Thenius, E. (1947): *Ursavus ehrenbergi* aus dem Pont von Euboea (Griechenland). Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. I, **156**, 225—249.

— (1958): Über einen Kleinbären aus dem Pleistozän von Slowenien. Slovenska Acad. Znan. Umetn. **4**, Razprave — Dissert. **4**, 631—646.

Tobien, H. (1973): On the evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont groups. Notizbl. Hess. L. Amt Bodenforschg. **101**, 202—276.

Wurster, D. H. (1969): Cytogenetic and phylogenetic studies in Carnivora. In: Bernischke, K. (ed.): Comparative mammalian cytogenetics. 310—329. New York: Springer.

Zdansky, O. (1928): Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-kou-tien. Paläont. Sinica (C) **5**, 1—146.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Erich Thenius, Paläontologisches Institut der Universität, Universitätsstr. 7/II, A-1010 Wien

The distribution of the polecat, *Mustela putorius* in Fenno-Scandinavia, 1970 - 1974

By G. Samarasinghe

Department of Animal Ecology, University of Lund

Receipt of Ms. 30. 4. 1975

Introduction

Mustela putorius L. is one of the least known *Mustela* species with regard to distribution and ecology. The distribution can be determined by direct and indirect observation. The direct method entails sightings of living animals, trapping and hunting, together with the recording of dead animals. Indirect observation include such aspects as tracks, excrement, lair and nest sightings which can be related to the animal. The main drawback in these methods is that they are confined to a limited area, the factor of economy and time restricting the individual or group of researchers. It is therefore essential in any study of distribution covering larger areas or even countries, to have access to reliable information from many sources, the most important being scientific institutions, individual researchers on the animal or of closely related species, hunting and sporting associations, trappers, foresters and amateur naturalists. The following study includes all these sources.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 114—118

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Denmark

M. putorius was found in most areas (1969/70), well represented in Zeeland and Fyn, but absent in the following islands, Aerø (54°—55°N, 11°—12°E), Amager (55°—56°N, 12°—13°E), Anholt (56°—57°N, 11°—12°E), Bornholm (55°—56°N, 15°E), Fanø (55°—56°N, 8°—9°E), Laesø (57°—58°N, 11°E), Langeland (55°N, 10°—11°E), Lolland Falster (54°—55°N, 11°—12°E), Møn (55°N, 12°—13°E), Romø (55°—56°N, 8°—9°E), Samsø (55°—56°N, 8°—9°E) and Tåsinge (55°N, 10°—11°E) (Jensen and Jensen 1972). There is little evidence of change in the pattern of distribution since then and it can be assumed to remain the same for the period 1970—1974. Population trends are difficult to ascertain, but hunting statistics have shown a downward trend and it is considered by the hunting community that there

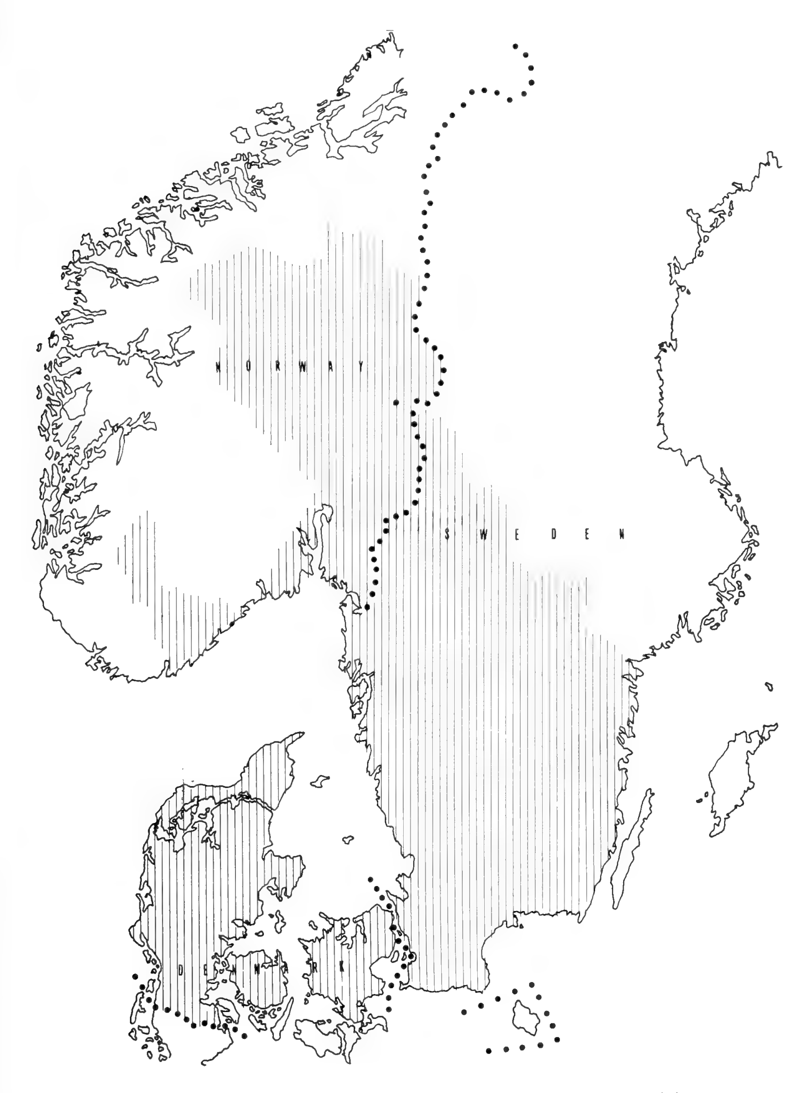


Fig. 1. Distribution of *M. putorius* in Scandinavia (vertical lines)

is now a significant drop in the population of *M. putorius*, compared with 1940s and the early 1950s (JENSEN and JENSEN 1972).

Finland

The northernmost observation of *M. putorius* during winter 1973/74 was near the village of Mujejärvi (63°50'N, 29°30'E) in the very north east of the county of Kuopio (unpubl.)[1]. In west Finland, *M. putorius* was reported at its northernmost near the village of Yühärmä (63°10'N, 22°50'E), in the county of Wasa (unpubl.)[1].

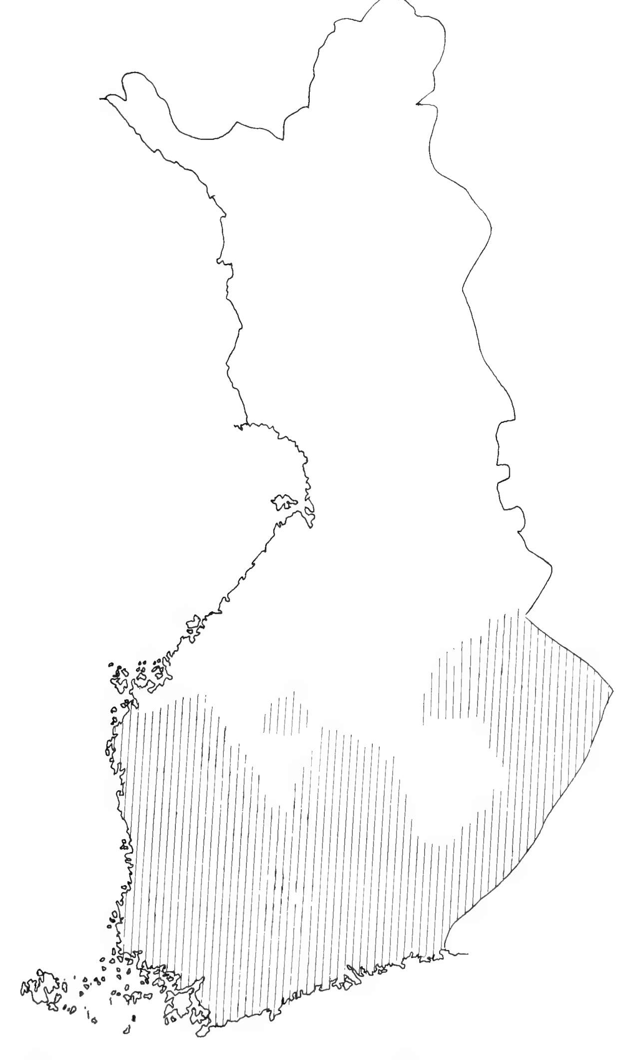


Fig. 2. Distribution of *M. putorius* in Finland (vertical lines)

[1] Vilt och Fiskeriforskningsinstitutet (1974), Uniongatan 45 B, 00170 Helsinki 17, Finland.

The northern limit of *M. putorius* is higher towards the east. This is supported by Danilov and Rusakov (1969), who reported *M. putorius* in Karelia (USSR) as far north as the village of Rugozero (66°40'N, 30°50'E) to the village of Lendery (63°40'N, 31°30'E) and Nadvoitzy (63°55'N, 34°30'E). *M. putorius* has been observed in the winter 1973/74 (unpubl.)[1] in southern Finland in the counties of St. Michel, Kymmene, Nyland, Tavestehus, and in the county of Åbo and Björneborg. It is absent from the island of Åland. Very little can be said about population densities although from recent observations (unpubl.)[2] and Danilov and Rusakov (1969) where higher population densities were found in the Leningrad area compared with Karelia, it may be assumed that *M. putorius* is more abundant in the south and south-east. The present distribution does not markedly differ from that given by Kalela (1948).

Norway

M. putorius has been reported in the following counties for the period 1970—1974, Aust-Agder, Hedmark, Oppland, Vestfold, Åkerhus and Østfold (unpubl.)[3]. The northern limit of *M. putorius* is close to 63°N, while the western limit extends to 7°E. This is a little further north than recorded earlier (Heptner 1964). It seems not to occur in Buskerud although it was reported during 1947—1953 (Hagen 1963). Although the annual average estimated number of *M. putorius* shot and trapped for the period 1970—1974 is about 250 animals (unpubl.)[4], which is a decline compared with the period 1949—1958 when the annual average was around 670 animals (Hagen 1963), no definite conclusion can be reached regarding fluctuations in the population; one of several reasons being the decline in motivation for hunting *M. putorius* (Hagen 1963). However, *M. putorius* was not found in Aust-Agder and Oppland (Hagen 1963) during the period 1947—1959, and can therefore be said to have spread a little farther north and west within the last 10—15 years.

Sweden

In the Swedish provinces bordering Norway (below 63° N), *M. putorius* is absent in Härjedalen and Dalarna, while it is reported from Värmland (unpubl.)[5]. One *M. putorius* was shot near Lake Bjursjön north of the village of Torsby (60°10'N, 13° E) in 1972. This is the most recent northern find of *M. putorius* in Sweden. In Västmanland and Uppland, east of Värmland, no *M. putorius* has been sighted (1970—1973) and although unreliable sightings (confusing *M. vison* for *M. putorius)* have been made, it can be assumed free of *M. putorius* (unpubl.)[6]. The province of Södermanland earlier supporting a sparse population together with the county of Stockholm report absence of *M. putorius* for the period 1970—1973 (unpubl.)[7]. The remaining provinces farther south which all report captures and kills of *M. putorius*

[2] Helminen, M. (1974), Vilt och Fiskeriforskningsinstitutet, Helsinki.

[3] Norges Jeger och Fiskeførbund (1974), Hvalstad, Norway and Central Bureau of Statistics of Norway, Dronningensgate 16, Oslo 1, Norway.

[4] Central Bureau of Statistics of Norway (1974).

[5] Värmlands läns Jaktvårdsförbund (1974), 652 24 Karlstad, Sweden.

[6] Västmanlands Jaktvårdsförening (1974), 125 90 Västerås, Sweden.

[7] Södermanlands Jaktvårdsförening, 64100 Katrineholm, Sweden, and Stockholms läns Jaktvårdsförening (1974), Stockholm, Sweden.

are Blekinge, Bohuslän, Dalsland, Halland, Närke, Skåne, Småland, Västergötland and Östergötland. *M. putorius* is absent from Gotland and Öland in the Baltic. The new 6 km bridge from the mainland to Öland will not facilitate the spread of *M. putorius,* partly due to its length and partly due to the sparse population of *M. putorius* in South Kalmar (unpubl.)[8]. The three southernmost provinces of Blekinge, Skåne and Småland presumably have the greatest density of population of *M. putorius* (ANON 1972/73). It is worth noting that the distribution seems to have changed slightly from that given by HEPTNER (1964) and SIIVONEN (1968), where no *M. putorius* was recorded north of Lake Vänern.

Acknowledgements

My thanks are due to Miss GUNILLA LINDQUIST for Russian and German translations.

Summary

A review of the latest information on the distribution of the polecat *Mustela putorius* in Denmark, Finland, Norway and Sweden is given. The distribution seems similar to that made in earlier studies, although slight changes are noted in Norway and Sweden.

Zusammenfassung

Die Verbreitung des Iltis Mustela putorius in Fennoskandinavien 1970—1974

Neuere Informationen über die Verbreitung des Iltis *Mustela putorius* in Dänemark, Finnland, Norwegen und Schweden sind zusammenfassend dargestellt. Die Verbreitung erscheint im wesentlichen mit früheren Untersuchungen identisch, wenn auch kleinere Änderungen des Areals in Norwegen und Schweden deutlich werden.

References

ANON (1972/73): Svenska Jägareförbundets Redogörelse.

DANILOV, P. I.; RUSAKOV, O. C. (1969): Peculiarities of the ecology of *Mustela putorius* in the north western districts of the european part of USSR. Zoologiceskij Zurnal **48,** 1383—1394. (Russ.).

HAGEN, Y. (1963): Feral Mink and Polecat. Vilt og Viltstell **1,** 47—52. (Norweg.).

HEPTNER, W. G. (1964): On the morphological and geographical relation between *Mustela putorius* and *Mustela eversmanni.* Z. Säugetierkunde **29,** 321—330. (Germ.).

JENSEN, A.; JENSEN, B. (1972): The polecat *(Putorius putorius)* and polecathunting in Denmark 1969/70. Danske Vildtundersøgelser **18.** (Dan.).

KALELA, O. (1948): Changes in the distribution of the polecat in Finland. Suomen Riista **2,** 77—92. (Finn.).

SIIVONEN, L. (1968): The Mammals of northern Europe. Stockholm: Norstedt and Sons, (Swed.).

Author's address: Fil. Kand. GAMINI SAMARASINGHE, Department of Animal Ecology, University of Lund, Ecology Building, S-223 62 Lund, Sweden

[8] Södra Kalmar läns Jaktvårdsförening (1974), Kalmar, Sweden.

Age determination in the european badger, *Meles meles* L.

By H. Ahnlund

Receipt of Ms. 15. 5. 1975

Introduction

The need for reliable age determination methods in studies of mammal population dynamics has long been well recognized and many papers on the subject have been published in the last twenty years, many of them concerning absolute age determination from increment lines in teeth and bone. Klevezal and Kleinenberg (1967) and Morris (1972) have published good reviews on the subject.

This paper is a report of different age determination methods, applied to the european badger during an investigation of reproduction and population dynamics of the species in Sweden.

Material

The material studied consists of about 950 badgers killed in Sweden during the years 1971 to 1974. The animals have as a rule been killed by local hunters but also road-killed animals have been investigated. The material collected from each animal consists of reproductive organs, skull, the tibia and from males also the baculum. Whole carcasses were only in a few cases accessible for study as the material generally was dissected out and sent in by the hunters.

Methods

Skeleton material was boiled in water for about six hours, cleaned and then air-dried. Bacula were measured across the greatest length and width and weighed to the nearest .01 g.

Teeth were freeze-sectioned using the following procedure:

The teeth, either canines or incisors were originally decalcified in 6.5 % HNO_3, which was later during the investigation replaced by a special preparation for histological use known as RDO. (Du Page Kinetic Laboratories Inc. P.O. Box 416, Downers Grove, Illinois 60515, USA). For tedails see Wu and Michaelis (1969). The rinsing time could then be reduced considerably and usually rinsing for about five minutes in running water was sufficient, whereas with HNO_3, rinsing for about 12 hours was necessary. Incisors were regularly decalcified in 12 hours while canines needed about 6 hours longer. The process was hastened if the tooth was sawn off and the crown discarded. After rinsing the tooth was sectioned transverseley on a freezing microtome at 20—30 microns. The sections were stained prior to mounting, using Mayers haemalun. Chloral hydrate and citric acid was excluded on the advice of Englund (1970 and pers. comm.) When staining was sufficient as judged by inspection, the sections were rinsed in tap water for a few minutes. Sections showing clear annulations were then placed on a glass slide, blotted and mounted in Paragon mounting medium for frozen sections. This method permits a choice of the best sections before mounting. Care was taken to select sections from different levels in the tooth, thus combining the advantages of transverse sectioning with those of longitudinal sectioning. The sections were studied in transmitted light at 12—200 times magnification.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 119—125

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Results

a. Fusion of epiphyses

The degree of epiphyseal junction has long been used as an indication of age in mammals, particulary in Lagomorphs but also in other groups. On the advice of ENGLUND, the tibia was chosen for study in this investigation. ENGLUND (pers. comm.) has found that the epiphyses of this bone are among the last to close in the red fox, and preliminary observations had also indicated that the tibia matures rather late in the badger as well. Among the animals killed in the fall, roughly three groups of tibial development could be observed; 1. those on which both the distal and proximal epiphyses were open, in which case they often off during cleaning operations. 2. those with the distal end fully closed but with the proximal end still open and 3. tibiae with both ends closed (Fig. 1). Detailed analysis of tibia from animals killed during different parts of the year has led to the following conclusions concerning the sequence of events: during the first summer of life the tibia has open epiphyses in both ends is moreover characterized by a rough surface. The distal epiphysis is closed during the first winter, at about 10 months of age. The proximal junction is open during the second summer and starts to close in the fall and winter. The recently closed epiphysis is still discernible in the following spring at an age of about 24—28 months as a notch on the anterior part of the bone and a line on each side. The variation between individuals is appearently rather small which makes the method reasonably safe.

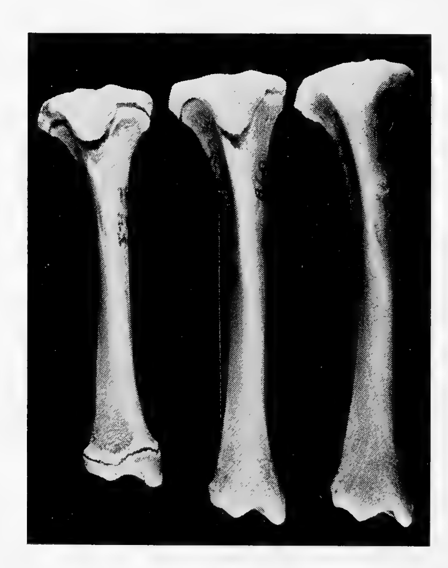


Fig. 1. Tibiae from badgers of different age. Age of the animals from left to right: c. 6 months, c. 18 months and c. 70 months

b. Tooth sections

Originally canines were chosen due to their large size and to the fact that many authors have found this the most suitable tooth when working with carnivores. (e. g. SAUER et al. 1966; LINHART and KNOWLTON 1967; JENSEN and NIELSEN 1968; ENGLUND 1970; CROWE 1972 to mention a few). The zones in the cementum were, however, often difficult to read due to the fact that the lines were thick and that double lines often occured. It was soon observed that obvious annulations were often

present in the dentine. When the cementum lines were easy to read, it was seen that the number of dentinal layers often equalled the number of cementum lines less one. Because of this a closer study was undertaken to evaluate the usefulness of these structures. Dentinal layers have been used as an indication of age in certain mammals in particular Pinnipedia (LAWS 1960, 1962) and Cetacea. Results from terrestrial mammals however, have often been negative and most authors agree that cementum lines give more consistent readings. VAN BREE et al. (1974) have used the dentine-line method as described by STIRLING (1969) when aging badgers and red foxes without comment on the validity of the method.

The dentinal layers are formed when secondary dentine is deposited at a varying rate on the inside of the pulp cavity.

This deposition is of course interrupted if the crown of the tooth is fractured or otherwise injured, leading to the intrusion of sand etc. into the pulp cavity. This type of injuries are common on the canines of older badgers and hence another tooth had to be chosen.

Preliminary studies indicated that I^3 would be suitable for the purpose; both cementum and dentine showed clear annulations and the tooth was as a rule undamaged even in very old animals. As no known-age material was available for study, the teeth were studied from a number of animals judged by the degree of tibial development to be young of the year, one year old and two years old respectively. The deciduous teeth of the badger are shed early; animals killed in the middle of July generally have their permanent dentition complete. In the fall the teeth of juvenile animals are characterized by a thin cementum layer with no dark zones and a large pulp cavity (Fig. 2)[1].

Animals killed during their second summer of life have a greatly reduced pulp cavity and a diffuse zone in the dentine, appearently formed during the winter, while the cementum usually shows one dark line (Fig. 3). In teeth from two-year old animals there are two lines present in the dentine; the diffuse line mentioned before and one very distinct line. In the cementum two zones are usually visible (Fig. 4). In older animals there is an increasing number of dark, distinct zones in the dentine with a corresponding number in the cementum and it seems reasonable to assume that these are formed annually.

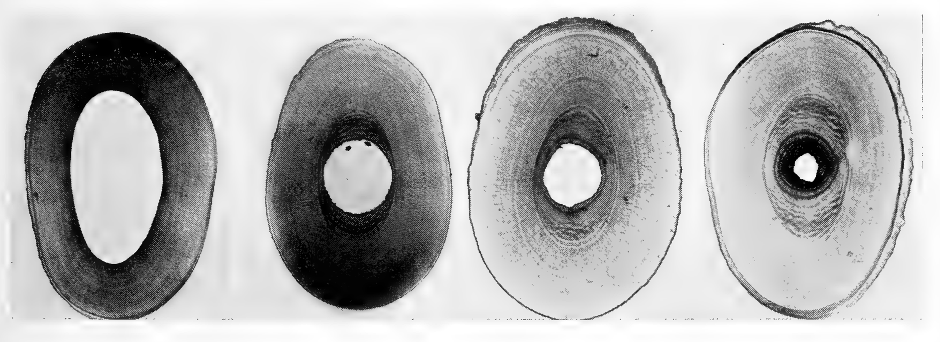


Fig. 2—5 (from left to right). Cross-section of the third incisor of a badger about 7 months old (Mag. c. 25×). — Cross-section of the third incisor of a badger about 16 months old (Mag. c. 25×). — Cross-section of the third incisor of a badger about 30 months old (Mag. c. 25×). — Cross-section of the third incisor of a badger 11 years old (Mag. c. 25×)

[1] „dark zone" refers to dense zones in dentine and cementum which take up stain more intensively than intervening portions and therefore look dark when studied in transmitted light.

It has been argued (Morris 1972), that since the pulp cavity only permits a limited growth of dentine, the dentine-line method would be unreliable for older animals. In no case, however, has the pulp cavity been quite occluded by dentine, not even in very old animals, (Fig. 5), and it is assumed that the method is applicable throughout the life of this species. In evaluating age determination methods founded on increment lines, knowledge of the period of formation is essential. Grue and Jensen (1973) have discussed this problem which requires that date of death of the animal is known and preferrably also date of birth.

In the present investigation date of death was known, while date of birth had to be calculated. The information is rather sparse, but observations of foetuses of different age, placental scars and small young (Ahnlund, unpubl.), seem to indicate that the majority of badgers in middle Sweden (about 59° N) are born during the month of March.

A number of animals approaching, and just above two years of age were selected in order to determine when the first distinct line is formed in the dentine. The animals were aged on the basis of the tibial development, (see above) and sections of the third incisor were studied.

One problem which inevitably arises, whether working with cementum or dentine lines, is to settle objectively if a new dense line is just being formed in the periphery of the tooth or if the darker edges is an artifact caused by the more intense contact with the staining medium. Grue and Jensen (1973) recommends the use of several sections from each tooth in order to minimize the problems and in the present investigation usually about 30 sections from different levels of each tooth were studied.

The sections were classified into three categories according to the development of dentine layers as follows:

I. No dark line under formation in the dentine.
II. A dark line under formation just at the inner limit of the dentine.
III. A dark line clearly separated from the pulp cavity by a light zone.

Sections of type II are of course the most difficult to classify objectively and could perhaps be treated as type I.

In the Table the results of this analysis are presented in relation to time of death (week number). The material is rather small but the general picture indicates that the dark line is formed during a comparatively short time, the formation starting in February and in most cases being complete in May.

In older animals the process is assumed to follow the same pattern but this has not been possible to check due to the lack of known-age animals. In distinct speci-

Stage of dentine line development among two years old badgers according to date of death

For explanation of the different stages, see text

Weeknumber	Stage	I	II	III	Total
1— 4	Dec.—Jan.	1	0	0	1
5— 8	Jan.—Feb.	3	2	1	6
9—12	Feb.—March	2	4	2	8
13—16	March—April	3	5	3	11
17—20	April—May	0	2	4	6
21—24	May—June	1	0	8	9
25—28	June—July	—	—	—	—
29—32	July-August	0	0	2	2
					43

mens, however, the picture seemed to be the same, i. e. a dark line in the periphery of the dentine during early spring and a thin layer of translucent dentine separating the dark line from the pulp cavity and progressively getting thicker later in the spring and summer. If the period of formation is the same for all ages, one year should be added to the calculated age of animals killed in the spring, from January until about April—May. As can be seen from the table there is some variation; one animal killed in February had already formed the dentine line, while it was absent from one animal even in the end of May. Some uncertainity is thus inescapable but in some cases the cementum lines can give added information during the critical time.

c. Bacula

Weight, size and general appearance of the baculum have been used as age criteria in a number of mammals, mainly carnivores. In the majority of cases separation has been possible only between young of the year and adult animals (Walton 1968; Elder 1961; Rausch and Pearson 1972).

Fig. 6 illustrates the changes in baculum weight from badgers in relation to age as determined by tooth sections. The age classes represent the following periods: class 0, young of the year from June to the end of the year (about 3—10 months), class 1, 11—22 months, class 2, 23—34 months and so on. Though there is a steady increase in mean weight with age, the overlap between age classes renders the method very unreliable, even for separating young of the year from one-year old animals. An attempt was made to relate the width of the distal end of the baculum to age, but the results were equally negative. The large variation in baculum size that occurs among one year old animals is probably caused by the fact that only a portion of the males reach puberty as yearlings, while other apparently do not become sexually mature until one year later.

The onset of sexual activity has been shown to coincide with a rapid growth of the baculum, due to stimulation by male sex hormones (Wright 1950), and the baculum may perhaps be useful as an indication of sexual maturity in the males (Hewer 1964). Its value for age determination is however considered to be small, especially so when, as has been shown, the tibial epiphyses separates the age classes, males as well as females, up to about two years of age.

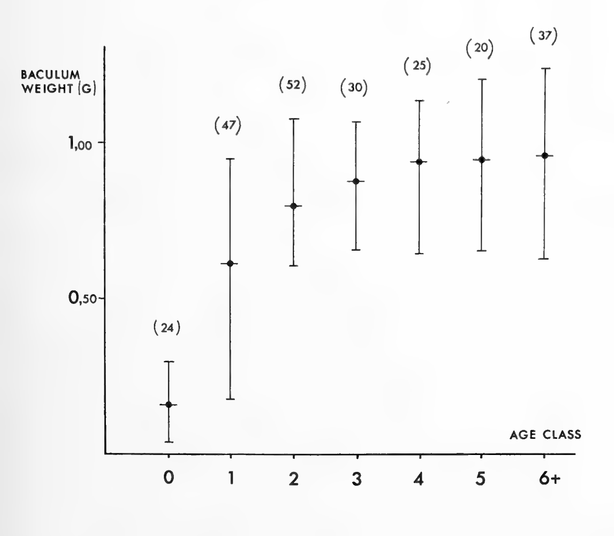


Fig. 6. Graph showing baculum weight (mean and range), in relation to age according to tooth sections

d. Other age characteristics

These include the degree of cranial fusion and the statuts of internal reproductive organs.

The skull of the badger develops rather rapidly; no systematic study has however been made of the closure of different sutures. Young of the year are easily recognized until the following spring when almost all sutures are obliterated. The jugalsquamosal suture seems to be most persistent and is still faintly visible in two-year old animals. The sagittal crest which has been used as an indication of age in certain Mustelids (Marshall 1951), is often fully developed in size in 1.5 year old animals but the surface has a spongy appearance which helps identifying this age-class. Further use of this structure seems to be fruitless as the variation between individuals is large.

The status of female reproductive organs may be used as a way to settle the minimum age of an animal. The badger ovulates and becomes regnant at a minimum age of about one year. After a period a delayed implantation, the young are born the following spring. Females with placental scars in the uterus are thus at least two years old, and if more than one set of scars is present, at least three years old.

Conclusion

The combined results of the different methods indicate that tooth sectioning in combination with study of the closure of tibial epiphyses give the most consistent results for age determination of the european badger. In the tooth both cementum and dentine lines are present but the latter are superior in clarity as well as in uniformity and thus greatly reduces errors due to difficulties in reading. In the absence of known-age material, the reliability of the dentine-line method has yet to be verified, but the circumstantial evidence strongly supports it.

Summary

Several age determination methods have been applied to badgers, *Meles meles* L., collected in Sweden. The methods include study of the epiphyses of the tibia, tooth sectioning, baculum weight and -size and, more briefly, study of the general appearance of the skull and of the female reproductive organs.

The study indicates that the best results are obtained by analysis of tibial development in combination with tooth sectioning.

The degree of epiphyseal junction in the tibia separates the age-classes until about two years of age. In the teeth, dentine annuli are considered superior to those of the cementum due to their greater clarity and uniformity, which reduces reading errors. As the canines are often injured the third incisor (I^3) is better suited for the study of dentine annuli.

Zusammenfassung

Altersbestimmung beim europäischen Dachs, Meles meles L.

Mehrere Methoden zur Altersbestimmung werden auf Dachse (*Meles meles* L.) aus Schweden angewandt. Die Merkmale an Tibia-Epiphysen und Zahnschnitten sowie Gewicht und Größe der Penisknochen (Os baculum) sind eingehender behandelt; Altersunterschiede im generellen Schädelbau und an den weiblichen Geschlechtsorganen finden zusätzlich Erwähnung.

Die Untersuchungen ergeben die besten Resultate, wenn die Analyse der Tibia-Entwicklung mit den Zahnschnitten kombiniert ausgewertet wird. Nach dem Grad der Verwachsung der Tibia-Epiphysen lassen sich Altersklassen bis zu ca. 2 Jahren trennen. Im Zahnbau werden die Dentinringe als ein besseres Bewertungsmerkmal angesehen als die Zementringe, da sie besonders klar und gleichförmig erscheinen. Ferner ist der 3. Schneidezahn (I^3) für das Studium der Dentinringe besser geeignet, da die Canini häufig beschädigt sind.

References

Crowe, D. M. (1972): The presence of annuli in bobcat tooth cementum layers. J. Wildl. Mgmt. **36,** 1330—1332.

Elder, W. H. (1951): The baculum as an age criterion in mink. J. Mammal. **32,** 43—50.

Englund, J. (1970): Some aspects of reproduction and mortality rates in Swedish foxes *(Vulpes vulpes)* 1961—63 and 1966—69. Viltrevy **8,** 1.

Grue, H.; Jensen, B. (1973): Annular structures in canine tooth cementum in red foxes (*Vulpes vulpes* L.) of known age. Dan. Rev. Game. Biol. **8,** 7.

Hewer, H. R. (1964): The determination of age, sexual maturity, longevity and a life table in the grey seal *(Halichoerus grypus).* Proc. Zool. Soc., London **142,** 593—634.

Jensen, B.; Nielsen, L. Brunberg (1968): Age determination in the red fox *(Vulpes vulpes)* from canine tooth sections. Dan. Rev. Game Biol. **5,** 6.

Klevezal, G. A.; Kleinenberg, S. E. (1967): Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. In Russian. Transl. by Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem 1969.

Laws, R. M. (1960): Laminated structure of bones from some marine mammals. Nature, Lond. **187,** 338—339.

— (1962): Age determination of Pinnipeds with special reference to growth layers in the teeth. Z. Säugetierkunde **27,** 129—146.

Marshall, W. H. (1951): An age determination method for the pine marten. J. Wildl. Mgmt. **15,** 276—283.

Morris, R. (1972): A review of mammalian age determination methods. Mammal Review **2,** 3.

Rausch, R. A.; Pearson, A. M. (1972): Notes on the wolverine in Alaska und the Yukon territory. J. Wildl. Mgmt. **36,** 249—268.

Sauer, P. R.; Free, S.; Browne, S. (1966): Age determination in black bears from canine tooth sections. N. Y. Fish and Game J. **13,** 125—139.

Walton, K. C. (1968): The baculum as an age indicator in the polecat *Putorius putorius.* J. Zool., Lond. **156,** 533—536.

van Bree, P. J. H.; van Soest, R. W. M.; Stroman, L. (1974): Tooth wear as an indication of age in badgers (*Meles meles* L.) and red foxes (*Vulpes vulpes* L.). Z. Säugetierkunde **39,** 243—248.

Wright, P. L. (1950): Development of the baculum of the long-tailed weasel. Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med. **75,** 820—822.

Wu, A.; Michaels, L. (1969): A new proprietary decalcifying agent: Comparision with established methods and use in routine histopathology. Canad. J. Med. Tech. **31,** 224—227.

Author's address: Fil. kand. Hans Ahnlund, University of Stockholm, Institute for Zoology, Rådmansgatan 70 A, Box 6801, S-113 86 Stockholm, Sweden.

Untersuchungen zum Stabilitätsverhalten von Damhirschgeweihen *(Cervus dama* Linnaeus, 1758)

Von G. Heidemann und W. Knief

Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München, und Institut für Haustierkunde der Universität Kiel

Eingang des Ms. 20. 5. 1975

Einleitung

In verschiedenen freilebenden Beständen von Damwild *(Cervus dama* L.*)* im Raum Ostholstein treten in letzter Zeit gehäuft Brüche von Geweihstangen auf. Auffällig ist, daß solche Stangenbrüche am gefegten Geweih in der Mehrzahl der Fälle im Bereich des Mittelsprosses liegen. Die Häufung von Brüchen in dieser Zone läßt vermuten, daß Differenzen im Stabilitätsverhalten im Verlauf der Längsachse bestehen (Abb. 1).



Abb. 1. Abgebrochene Damhirschgeweihstangen

Ziel dieser Arbeit ist zu prüfen, welche Faktoren für die erhöhte Bruchanfälligkeit in der Stangenmitte in Frage kommen können. Es ist denkbar, daß besondere Verhältnisse in der Verteilung von Compacta und Spongiosa vorliegen. Es mögen jedoch auch Störungen im mikroskopischen Gefüge des Geweihknochens bzw. in seiner chemischen Zusammensetzung verantwortlich sein.

Dies wird untersucht. Anschließend werden die, möglicherweise pathologischen, Ursachen solcher Besonderheiten diskutiert. So könnten sie eine Folge unzureichender Ernährung oder Ausdruck genetisch bedingter Störungen im Kalkhaushalt sein. Ebenso könnte eine zu hohe Populationsdichte, die zu verstärkten Aggressionen führen kann, verantwortlich sein. Schließlich kann sich durch so verursachte Verhaltensstörungen eine nicht artgemäße Kampfesweise eingestellt haben, die Stabilität

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 126—136

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

und Festigkeit des Geweihs, dem sicher auch die Funktion eines Imponierorgans zukommt, überfordert.

Material

Für die Untersuchungen standen insgesamt 13 Geweihstangen zur Verfügung, von denen 10 total und 3 abgebrochen waren. Dieses Material stammte aus ostholsteinischen Beständen und wurde uns zum Teil von R. Graf v. THUN-HOHENSTEIN zur Bearbeitung überlassen, dem wir an dieser Stelle herzlich danken möchten. Einige Geweihstangen wurden der Sammlung des Instituts für Haustierkunde entnommen.

Spezifisches Gewicht

Nach VINZ (1970) besteht Proportionalität zwischen dem spezifischen Gewicht von Knochen und einigen Größen ihres mechanischen Verhaltens, so z. B. der Reißfestigkeit und des Elastizitätsmoduls. Um diese Beziehungen am Geweihknochen zu prüfen, ermittelten wir zunächst die spezifischen Gewichte einzelner Geweihabschnitte. Dazu wurden mehrere Geweihstangen in ca. 5 cm lange Stücke zersägt. Die Proben wurden nach Entfettung gewogen, dann über 24 Stunden im Wasserbad in einer Unterdruckkammer entlüftet. Anschließend wurde das Volumen bestimmt und anhand des von GELBKE (1973) angewendeten Verfahrens das spezifische Gewicht errechnet.

Die Mittelwerte der für Teilstücke von 10 Geweihstangen berechneten spezifischen Gewichte liegen zwischen 1,86 und 1,95 g/cm³ (Abb. 2). Diese Werte sind nicht vergleichbar mit denen von GELBKE (1973), der das Raumgewicht an nur einer Damwildstange mit nicht entlüfteten Proben ermittelte. Seine Werte müssen niedriger liegen als die von uns ermittelten, da bei einer lufterfüllten Geweihknochenprobe nicht das spezifische Gewicht der reinen Knochensubstanz bestimmbar ist, sondern sich je nach Ausmaß des eingeschlossenen lufterfüllten Hohlraumsystems ein geringeres Raumgewicht ergibt.

Im Verlauf der Geweihstange ist bei unseren Werten zunächst eine Abnahme der spezifischen Gewichte von der Geweihbasis an zu beobachten, die im Bereich um den Mittelsproß durch ein Minimum geht. Von der Stangenmitte steigen die Werte zur Schaufel hin an. GELBKE (1973) bezog bei seiner Untersuchung auch die terminalen Abschnitte (Schaufel) ein und fand dabei eine weitere Abnahme von basal nach distal.

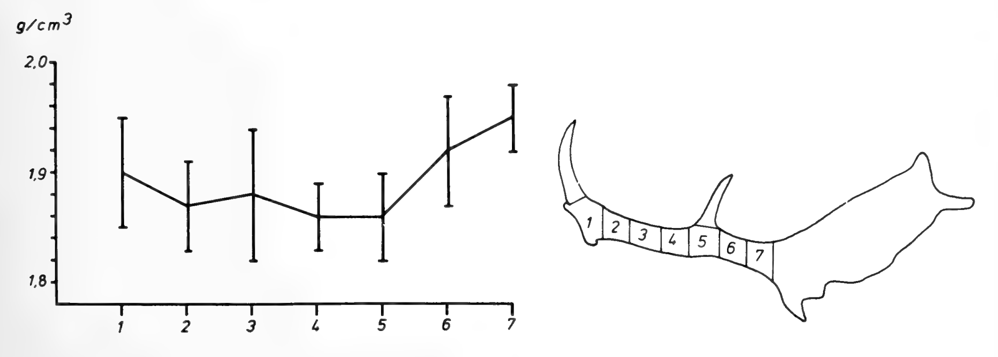


Abb. 2. Mittelwerte und Standardabweichungen der spezifischen Gewichte im Verlauf der Stangen

Gehalt an anorganischer Substanz

Vinz (1970) zeigte auch, daß das Festigkeitsverhalten von Knochen wesentlich durch den Mineralgehalt des Gewebes bestimmt wird.

Wir ermittelten anhand titrimetrisch-komplexometrischer und photometrischer Methoden den Prozentgehalt an Phosphor, Calcium und Magnesium, den wichtigsten anorganischen Komponenten. Die Proben wurden an verschiedenen Horizonten einiger Stangen aus der Compacta entnommen und zur Vorbereitung der chemischen Analysen entwässert und entfettet.

Veraschung: Ca. 100 mg Compacta wurden in Königswasser gelöst, zur Trockene eingedampft, der Rückstand in einigen Tropfen 2 n HCL und wenig heißem Wasser aufgenommen und mit Wasser auf 50 ml aufgefüllt.

Calcium und Magnesium wurden komplexometrisch mit 0,1 m (Calcium) bzw. 0,01 m (Magnesium) AeDTE-Maßlösung (Titriplex) bestimmt. 10 ml der Lösung wurden entnommen, das Phosphat mittels Ionenaustauscher abgetrennt und im Ablauf nach einem Verfahren von Tolnay und Rapp-Sik (1961) zunächst bei pH 13—14 das Calcium in Gegenwart von Murexid als Indikator, darauf bei pH 10—10,5 das Magnesium in Anwesenheit von Eriochrom Schwarz T jeweils von rot nach rein blau titriert.

Dabei gilt: 1 ml 0,1 m AeDTE $\triangleq$ 4,008 g Ca; 1 ml 0,01 m AeDTE $\triangleq$ 0,2432 g Mg.

Der Phosphatgehalt wurde kolorimetrisch nach einem Verfahren von Polley (1949) als Phosphormolybdänsäure bestimmt, die durch Einwirkung von $SnCl_2$ reduziert wurde. 0,5 ml der Lösung wurde mit Molybdat-Lösung und $SnCl_2$-Reagenz versetzt und bei 660 nm photometriert.

Tabelle

Gehalt an anorganischer Substanz in verschiedenen Horizonten von Geweihstangen

Stangenabschnitte	Ca %	Mg %	P %
1	21,05	0,37	10,3
1	20,30	0,23	9,7
2	20,90	0,20	10,3
2	22,29	0,31	11,5
3	21,11	0,37	9,5
3	21,12	0,29	9,8
4	21,65	0,29	10,2
4	21,41	0,20	9,9
5	18,41	0,23	9,8
5	20,14	0,35	9,8
6	22,40	0,38	11,0
6	20,79	0,29	9,8
7	22,02	0,20	11,5
7	21,39	0,36	9,3
8	22,40	0,38	11,0
8	22,50	0,24	9,9

Nach den in der Tabelle dargestellten Befunden streuen die Werte für Calcium- und Phosphorgehalt nur wenig, während die anteilmäßig geringen Magnesiumwerte größeren, aber unregelmäßigen Schwankungen unterliegen (s. Tab.). Diese Werte entsprechen in Größenordnung und Streuung den auf unser Bezugmaß umgerechneten Ergebnissen von Gelbke (1973) und Bernhard et al. (1953).

Compacta-Spongiosa-Verhältnis

Zur Feststellung der Compacta- und Spongiosa-Anteile über den Querschnitt entlang der Stangenachse wurden die Schnittflächen der zur Ermittlung der spezifischen Gewichte verwendeten Abschnitte planimetriert. Es wurde der Quotient aus Gesamtfläche und Compactaanteil berechnet, weil dadurch sowohl die Größenänderungen der Gesamt-Querschnittsflächen als auch Änderungen der Compacta-Spongiosa-Verteilung berücksichtigt werden.

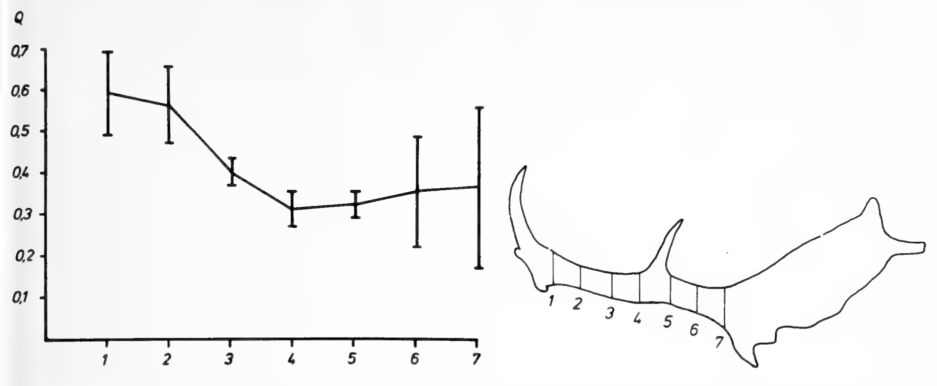


Abb. 3. Mittelwerte und Standardabweichungen im Verhältnis Compacta-Anteil zu Gesamt-Querschnittsflächen (Q) im Verlauf der Stangen

Die Querschnittsflächen verändern im Verlauf der Stange ihre Größe nur geringfügig. Daher wird der Kurvenverlauf (Abb. 3) wesentlich bestimmt durch den wechselnden Compacta-Anteil. Dieser ist hoch in den basalen Teilen, erreicht im Bereich der Mittelsprosse seine tiefsten Werte und steigt nach terminal geringfügig an.

Mechanisches Verhalten

Der Verlauf der Kurven für das spezifische Gewicht und die Compacta-Spongiosa-Relation über die Längsachse der untersuchten Stangen weisen darauf hin, daß im Bereich der Mittelsprosse besondere Verhältnisse in den mechanischen Eigenschaften des Damhirschgeweihes vorliegen. Zur Analyse des Stabilitätsverhaltens haben wir daher Belastungsuntersuchungen an ganzen Stangen mit besonderer Berücksichtigung der Mittelsproßzone durchgeführt.[1]

Im typischen Kampfverlauf von Damhirschen gehen die Partner frontal aufeinander zu und legen ihre Geweihe ineinander, die sich dann häufig verhaken. Durch gegenseitiges Schieben und Ziehen versuchen sie den Gegner zu ermüden. Dabei werden vorwiegend Bewegungen des Kopfes nach oben und unten sowie zu den Seiten (Drehungen) durchgeführt. Unter dieser Belastung werden die Geweihe hauptsächlich auf Biegung beansprucht. Das Auftreten von Biegespannungen in Richtung der Körperlängsachse des Tieres und senkrecht dazu wurde im Versuch simuliert.

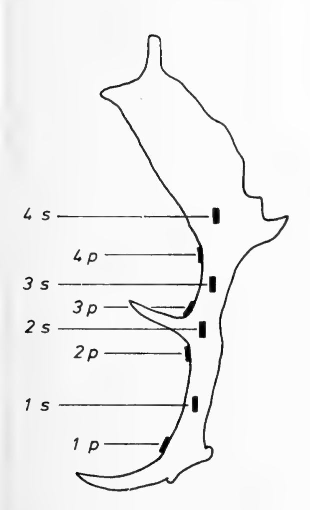


Abb. 4. Lage der Dehnungsmeßstreifen (s = senkrecht, p = parallel zur Schaufel)

Vier zu prüfende Geweihstangen wurden basal fest eingespannt und am distalen Ende senkrecht zu ihrer Längsachse einmal nach hinten durch Zugkräfte von ein, zwei, drei und vier Kilopond, zum anderen seitlich nach außen durch gleichgroße Zugkräfte auf Biegung beansprucht. Zur Ermittlung der Längenänderung der Randfasern = *Dehnung* (ε) wurden an jeweils vier ausgewählten Stellen für jede Belastungsrichtung Dehnungsmeßstreifen (Philips PR 9834 K/05 Fe) aufgeklebt

[1] Für die Erlaubnis zur Benutzung der verwendeten Geräte und für zahlreiche nützliche Hinweise danken wir den Herren Dipl.-Ing. KOHTZ und Ing. grad. SCHACHT der Fachhochschule Kiel, Fachbereich Technik.

(Abb. 4). Die Meßstellen wurden während der Prüfung gleichzeitig über vier Meßbrücken kontrolliert (Halbbrückenschaltung, 1 DMS aktiv).

Zunächst wird eine lineare Abhängigkeit zwischen aufgebrachter Kraft und Längenänderung (Δ 1) erkennbar (Abb. 5). Gleichzeitig wird deutlich, daß bei Belastung senkrecht zur Schaufel bei gleichen Kräften eine Dehnungsabnahme vom basalen über die mittleren zum terminalen Meßpunkt erfolgt. Bei Belastung parallel zur Schaufel erweisen sich jedoch in jedem Fall die Dehnungswerte am Meßpunkt 3 p als die höchsten.

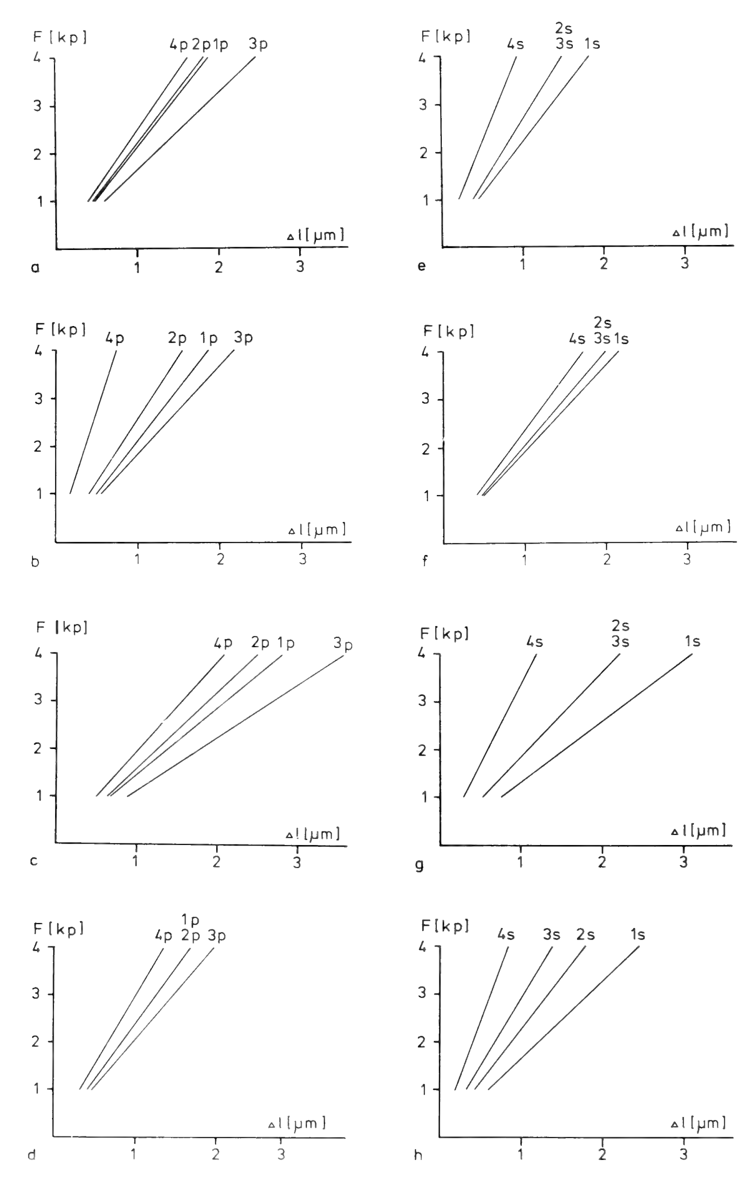


Abb. 5. Kraftverlängerungsdiagramme von vier Geweihstangen (a—d Messungen parallel zur Schaufel, e—h Messungen senkrecht zur Schaufel)

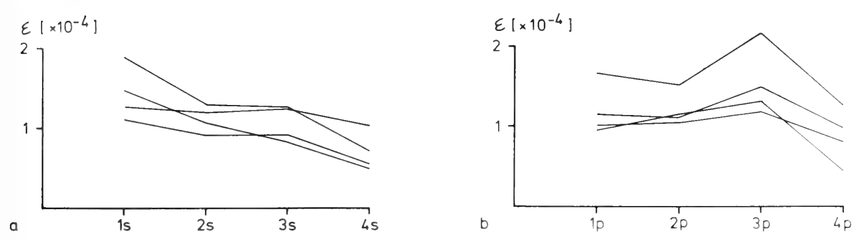


Abb. 6. a = Dehnungen senkrecht; b = Dehnungen parallel zur Schaufel an vier Geweihstangen

An einem Körper aus homogenem, isotropem Material und gleichem Querschnitt über die Länge tritt unter dieser Belastungsart eine kontinuierliche Dehnungsabnahme vom Einspann- zum Kraftangriffspunkt auf. Die Geweihstangen verhalten sich bei Belastung prinzipiell gleich. Es zeigt sich jedoch, daß die Extremwerte — die maximalen am Einspannpunkt, die minimalen an der terminalen Meßstelle — einander angenähert sind. Das bedeutet, daß über die gesamte Stange bei Biegebeanspruchung etwa gleichgroße Dehnungen auftreten. Bei Belastungen parallel zur Schaufel liegen insofern abweichende Verhältnisse vor als die Dehnungen an den Meßpunkten 3 p besonders hohe Werte erreichen (Abb. 6a und 6b).

Zu Bestimmung der auftretenden *Spannungen (σ)* ermittelten wir die Elastizitätsmoduln (E) einiger Compacta-Stücke, welche an den durch Dehnungsmeßstreifen untersuchten Stellen entnommen wurden. Dazu wurden die Proben zu Quadern mit einer Kantenlänge von 25—50 mm, Breite von etwa 5 mm und Höhe von 2—4 mm an der Fräsbank geschnitten. Diese wurden auf Biegung belastet, dabei gleichzeitig Durchbiegung und Kraft registriert. Nach

$$E = \frac{F \cdot l^3}{48 \cdot I \cdot df}$$

(F = Kraft, l = Unterstützungsweite, df = Durchbiegung, I = Widerstandsmoment $= b \cdot h^3/12$, dabei b = Breite und h = Höhe des Quaders)
errechneten wir den Elastizitätsmodul.

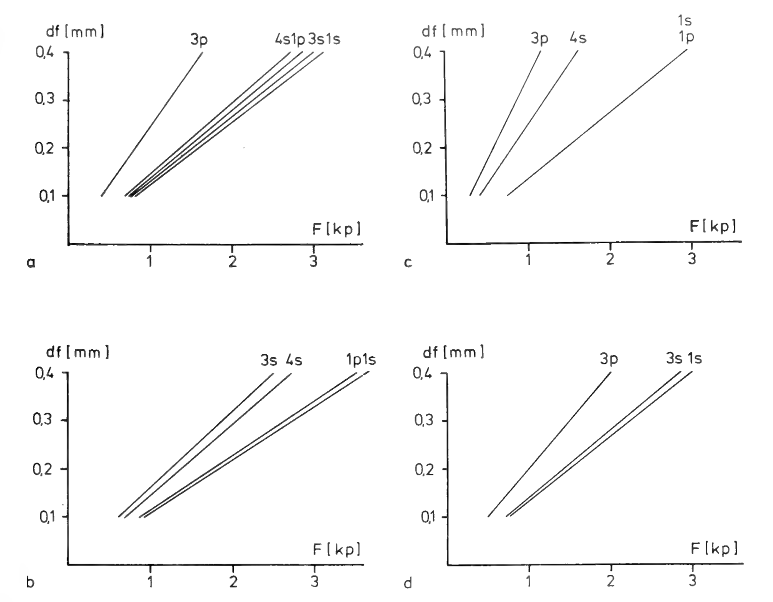


Abb. 7. Kraftdurchbiegungsdiagramm einiger Compacta-Proben von vier Geweihstangen

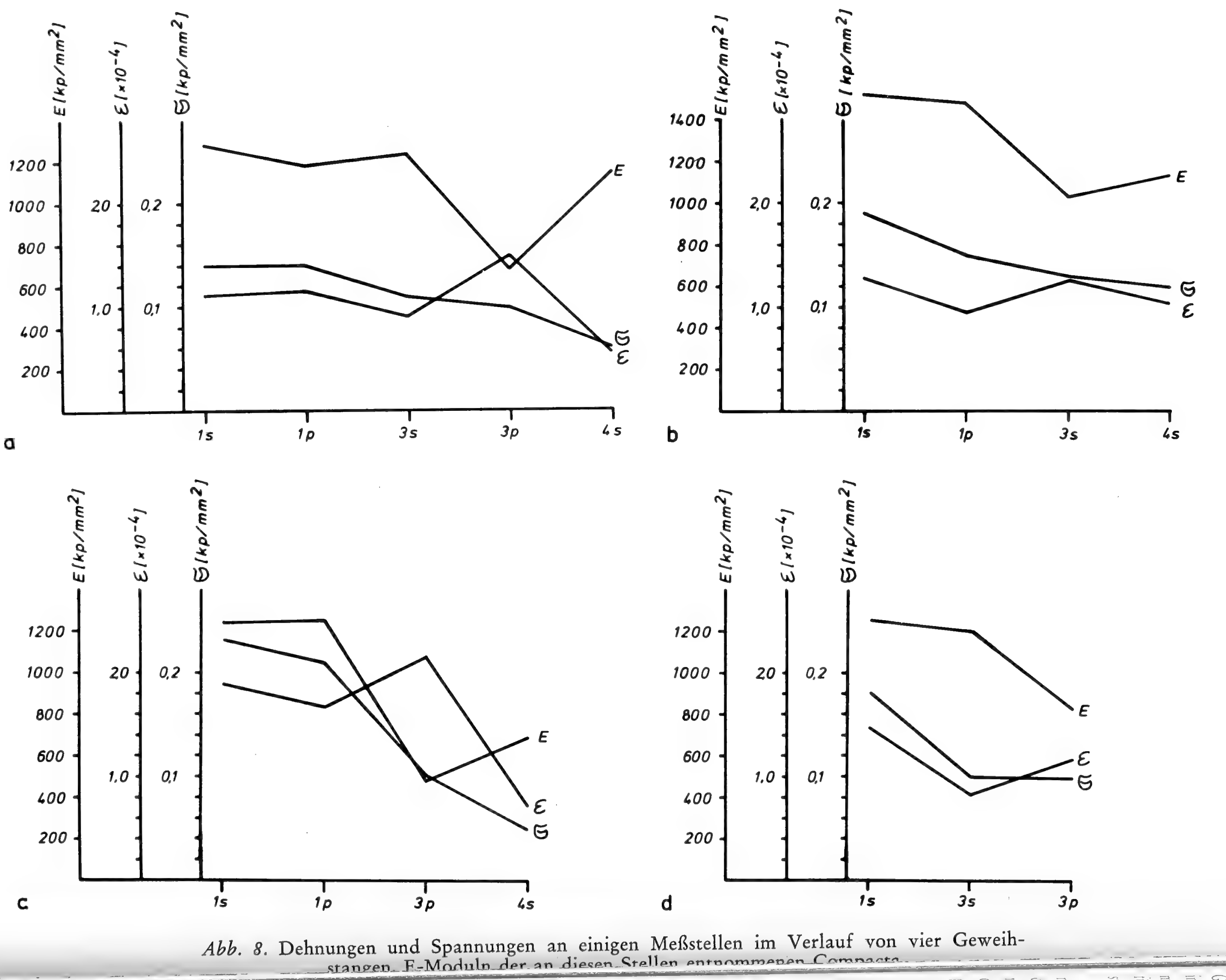


Abb. 8. Dehnungen und Spannungen an einigen Meßstellen im Verlauf von vier Geweih-
stangen. E-Moduln der an diesen Stellen entnommenen Compacta

Es ergeben sich Werte zwischen 480 kp/mm² und 1520 kp/mm², die in ihrer Größenordnung denen von Röhrenknochen vergleichbar sind. In Abb. 7 ist die Kraft in Abhängigkeit von der Durchbiegung aufgetragen. Bei gleichem Widerstandsmoment und konstanter Unterstützungsweite ist der Anstieg der Geraden ein Maß für den jeweiligen Elastizitätsmodul. Für die Meßpunkte 3 p ergeben sich danach stets Minimalwerte.

Anschließend errechneten wir aus den Elastizitätsmoduln und den Dehnungen nach $\sigma = E \cdot \varepsilon$ die zugehörigen Spannungen (σ). Diese Werte nehmen von basal nach distal geringfügig ab, unabhängig von der Belastungsrichtung. In diese recht kontinuierlich verlaufende Kurve lassen sich die Spannungswerte am Meßpunkt 3 p einordnen, da die Elastizitätsmoduln hier besonders klein sind, die Dehnungen aber gleichzeitig Maximalwerte erreichen (Abb. 8).

Morphologische Untersuchung

Zur weiteren Deutung der Befunde verglichen wir an Dünnschliffen die Feinstruktur des Geweihknochens. Dazu wurden Querschnitte aus dem mittleren Bereich der Compacta-Quader der Stangen verwendet, die zuvor zur Bestimmung der Elastizitätsmoduln gedient hatten.

Mit Ausnahme von 3 p zeigen die Schliffe eine regelmäßig dichte Verteilung gleichartiger Osteone, die eine gleichmäßige Ausrichtung im Längsverlauf der Proben und damit der Geweihstange aufweisen. Im Unterschied dazu liegen in der Schnittebene 3 p, also im Bereich der Mittelsprosse, abweichende Verhältnisse vor. Das Knochengewebe ist inhomogen, Lamellensysteme mit wechselndem Verlauf und häufig kommunizierender Gefäßversorgung sowie große Resorptionsräume bestimmen das Bild. Nur vereinzelt sind Osteone von unterschiedlichem Durchmesser mit verschieden großen Haversschen Kanallumina zu beobachten (Abb. 9 und 10).

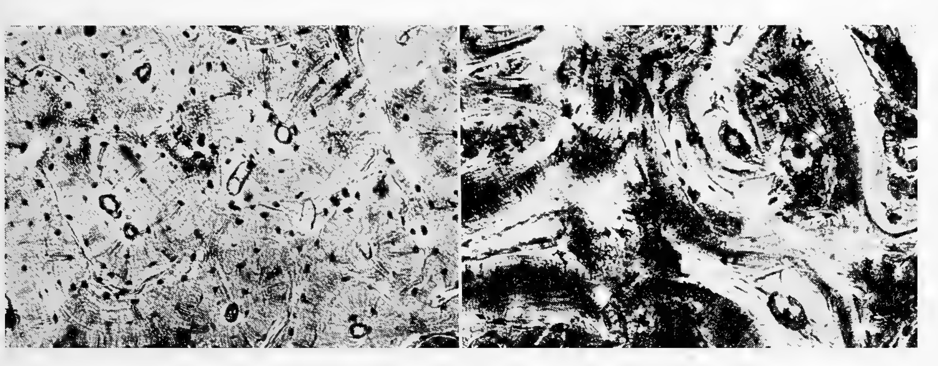


Abb. 9 (links). Dünnschliff senkrecht zur Längsachse eines ungegliederten Geweihabschnitts (Vergr. ca. 60×). — *Abb. 10 (rechts).* Dünnschliff senkrecht zur Längsachse aus dem Bereich der Mittelsproßabzweigung (Meßpunkt 3 p, Vergr. ca. 60×)

Diskussion

Die einzelnen Untersuchungsbefunde zeigen, daß im Bereich der Mittelsprosse besondere Verhältnisse vorliegen. Der hohe Anteil von Spongiosa an der Abzweigungsstelle des Sprosses scheint eine konstruktionsbedingte Notwendigkeit bei abrupten Richtungsänderungen von Röhrenknochenachsen zu sein, wie sie z. B. auch

im Bau des Oberschenkelhalses verwirklicht ist (Kummer 1959). Die damit einhergehende Verminderung des Compacta-Anteils verändert jedoch das Stabilitätsverhalten der Gesamtstange.

Es fällt auf, daß die spezifischen Gewichte im Mittelsprossenbereich minimal sind. Dafür läßt sich nicht der Mineralisationsgrad der Compacta verantwortlich machen, da die Werte für die mengenmäßig wichtigsten anorganischen Komponenten Calcium und Phosphor im Längsverlauf der Stange nahezu konstant sind. Die niedrigen spezifischen Gewichte in diesem Bereich lassen sich durch die relativ stark ausgeprägte Spongiosa erklären, deren Mineralgehalt nach Gelbke (1973) bedeutend geringer ist als derjenige der Compacta.

Für das veränderte mechanische Verhalten im Mittelsproßbereich muß aber sicher besonders die andersartige Struktur bzw. Textur in dieser Zone verantwortlich gemacht werden. Das verdeutlichen in besonderer Weise die morphologischen Befunde. Während das Lamellensystemgefüge in den übrigen Stangenbereichen eine gleichmäßige Verteilung und ebenso einen hohen Grad der Einregelungsschärfe (parallel zur Stangenachse) der Formelemente aufweist, ist im Mittelsproßbereich das Gefüge außerordentlich heterogen. Im ungegliederten Geweih ist der Längsverlauf der Osteone entsprechend den Verhältnissen in einem Röhrenknochen parallel der Knochenlängsachse ausgebildet. Im Unterschied dazu findet im Bereich von Geweihsprossen eine Richtungsänderung der Osteone gemäß dem Verlauf des Sprosses statt. Die Richtungsänderung, mit der eine größere Inhomogenität des Gefüges einhergeht, wirkt sich besonders im oberen Bereich der Sproßbasis (Meßpunkt 3 p) aus, weil Sproß- und Stangenachse hier einen spitzen Winkel bilden.

Bei Biegebeanspruchung einer Geweihstange, die etwa einem Hohlzylinder entspricht, werden in dieser sowohl Zug- als auch Druckspannungen erzeugt, die sich nach den Randfasern hin verstärken. Die Kraftrichtung verläuft dabei dem Zug bzw. Druck entsprechend parallel zur Längsachse des Körpers. Die Osteone eines ungegliederten Stangenabschnittes werden bei hoher Einregelungsschärfe in dieser Richtung longitudinal gestaucht bzw. gestreckt. Im Sproßbereich, in dem die Lamellensysteme in den Sproß einstrahlen und daher unter verschiedenen Winkeln von der Stangenachse abweichen, werden sie bei Biegebeanspruchung mehr oder weniger senkrecht zu ihrer Längsachse belastet. Sowohl die hohen Dehnungswerte als auch die geringen E-Moduln, die im Belastungsversuch im Mittelsproßbereich registriert wurden, finden zweifellos ihre Erklärung in den Besonderheiten des Gefüges in diesem Abschnitt. Gleichzeitig ist auch der hohe Spongiosa-Anteil von Bedeutung, da sich extreme Dehnungen und E-Moduln nur im Mittelsproßbereich nachweisen lassen, nicht aber am Augsproß, wo die Stange weitgehend aus Compacta besteht. Nur deren periphere Osteone machen eine der Sproßabzweigung folgende Verlaufsänderung durch, während die zentralen Bauelemente durch Beibehaltung ihres Verlaufes ein normales Elastizitäts- und Dehnungsverhalten sichern.

Da die wirksame Spannung ein Produkt aus Dehnung und E-Modul ist, ergibt sich ein für diese Größe linear entlang der Stangenachse von basal nach distal fallender Kurvenverlauf. Hierbei sind die Extremwerte ebenso wie bei den Dehnungen aufgrund der Baueigenarten des Geweihes weitgehend einander angenähert. Bemerkenswert ist, daß sich bei den Spannungen auch die Werte für die Meßpunkte 3 p einreihen lassen, die für die E-Moduln an dieser Stelle minimal, für die Dehnungen maximal sind, deren Produkte sich jedoch in den oben beschriebenen Kurvenverlauf einfügen. Das bedeutet, daß trotz der durch die Sproßabzweigung bedingten Besonderheiten im Feinbau des Knochengewebes — wenigstens bei Biegebeanspruchung — keine für das Stabilitätsverhalten der Gesamtstange ungünstigen Spannungsspitzen auftreten.

Wie Arbeiten von RAUBER (1876) und DEMPSTER und LIDDICOAT (1952) gezeigt haben, liegt die Bruchfestigkeit bei Beanspruchung senkrecht zur Längsachse der Osteone sehr viel niedriger als bei Belastung in longitudinaler Richtung. Es kann auch für Damhirschgeweihe gelten, daß an der Sproßabzweigungsstelle, wo die Osteone überwiegend senkrecht zu ihrer Längsachse beansprucht werden, bei hohen Belastungen die Bruchspannung sehr viel eher erreicht sein wird als in den übrigen Geweihabschnitten.

Obwohl also bei Biegebeanspruchung des Geweihes entlang der Stangenachse keine Spannungsspitzen auftreten, kann das Geweih dennoch nicht als ein Körper gleicher Festigkeit aufgefaßt werden, da die Materialfestigkeit aufgrund ihrer konstruktionsbedingten Feinstruktur im Mittelsproßbereich geringer ist als in den übrigen Stangenabschnitten (KUMMER 1959). Geweihbrüche finden deshalb ihre Ursache eher in diesen Konstruktionsmerkmalen als in pathologischen Veränderungen des Knochengewebes. Im übrigen ist diese Eigenart des gegliederten Geweihs kein „Nachteil“ für das Individuum, denn bei außergewöhnlich hohen Belastungen können die Sproßabzweigungsstellen die Funktion einer „praeformierten Bruchstelle“ übernehmen und können so das Ausbrechen der basalen Stangenteile mit Teilen des Stirnbeines verhindern.

Die Beobachtung, daß an „normalen“ Geweihstangen Brüche auftreten, könnte zu der Vermutung führen, daß das Damhirschgeweih nicht primär für extreme Belastungen und damit für harte kämpferische Auseinandersetzungen zwischen den männlichen Tieren angelegt ist, sondern daß ihm auch ein besonderer Schauwert als Imponierorgan zukommt, welcher von vornherein die Häufigkeit und Härte möglicher Auseinandersetzungen einschränkt. Mit dem Abbrechen des Geweihes könnte demnach für das betroffene Individuum ein Absturz in der sozialen Hierarchie verbunden sein. Dagegen sprechen allerdings die Beobachtungen von MÜLLER (1970) und HEIDEMANN (1973), wonach Veränderungen bzw. der Abwurf der Geweihe keinen Einfluß auf die Sozialstruktur zu haben scheinen. Nach Freilandbeobachtungen ist es wahrscheinlich, daß die Häufigkeit von Geweihbrüchen wesentlich von der Populationsstruktur abhängig ist. Das zeigt sich deutlich in sehr individuenreichen Beständen mt einem jagdwirtschaftlich bedingten Überhang von männlichen Tieren, wie sie im Raum Ostholstein anzutreffen sind. Die Folge solcher ungünstigen Geschlechterverhältnisse und hohen Populationsdichten können sich in erhöhter Aggressionsbereitschaft und Kampfaktivität äußern. Da bei jungen Hirschen mit kleinen Stangenquerschnitten der Anteil „gestörter“ Textur im Mittelsproßbereich relativ größer ist als bei älteren Individuen mit stärkeren Geweihen, ist in dieser Altersklasse eine erhöhte Bruchbereitschaft zu erwarten.

Zusammenfassung

Es wurden Geweihstangen von Damhirschen *(Cervus dama* L.) auf ihr Stabilitätsverhalten untersucht. Dazu wurden an verschiedenen Horizonten entlang der Stangenachse folgende Analysen durchgeführt: Bestimmung des spezifischen Gewichtes, quantitative Bestimmung von Ca, Mg und P, Bestimmung der Compacta- und Spongiosa-Anteile, mikroskopisch-morphologische Untersuchungen zur Feinstruktur. Weiterhin wurden einige Größen des mechanischen Verhaltens an totalen Stangen und Teilstücken ermittelt (Biegebeanspruchung, Dehnung, E-Modul).

Die Ergebnisse zeigten, daß besondere Verhältnisse im Mittelsproßbereich vorliegen. Sowohl das spezifische Gewicht als auch der Compacta-Anteil waren in dieser Zone minimal, während die mineralischen Bestandteile keine nennenswerten Schwankungen entlang der Stange zeigten. Bei Biegebeanspruchung traten in der Mittelsproßregion einerseits hohe Dehnungen auf, andererseits konnten erniedrigte E-Moduln nachgewiesen werden, während die Spannungen die zu erwartenden Werte erreichten. Es treten also keine für das Stabilitätsverhalten der Gesamtstange ungünstigen Spannungsspitzen auf. Strukturunterschiede im

Feinbau der Compacta in der Mittelsproßregion weisen jedoch darauf hin, daß bei sehr hoher Beanspruchung die Bruchspannung in diesem Bereich früher als in den übrigen Stangenabschnitten erreicht wird. So ist mit der Sproßbildung im mittleren Stangenabschnitt gleichzeitig eine „praeformierte Bruchstelle“ gegeben, die bei maximaler Belastung eine Schädigung der am höchsten beanspruchten Stangenabschnitte und des Hirnschädels verhindern kann.

Summary

Investigations on the properties of stability in Fallow—deer antlers (Cervus dama L.)

Fallow—deer antlers were tested to determine their properties of stability. To accomplish this, the following analyses were conducted at various cross sections of the antlers: determination of Ca, Mg and P, determination of the compacta and spongiosa quota and microscopic-morphological examination of the fine structure. Further, several mechanical qualities of whole and partial antlers were determined (flexibility, distension and elastic modulus). The results showed that particular characteristics are displayed in the region from which the middle antlers branch. Both the specific gravity and the compacta quota were minimal in this area, whereas the mineral components showed no significant variation throughout the antler. In the area from which the middle antlers branch, stress produced much strain on the one hand, on the other hand a reduced elastic modulus was shown as the strain reached the values which were to be expected. Thus there are no unfavourable high peaks of tension for the whole antler's property of stability. Anatomical differences in the fine structure of the compacta in the area from which the middle antlers branch indicate that under very high stress the fracture point will be reached in this region before it will be reached in the remaining sections of the antler. So the antlers grow in such a manner that there is a "prefabricated breaking point" which prevents breaking of the parts of the antlers which bear the most force and the skull itself.

Literatur

Bernhard, K.; Brubacher, G.; Hediger, H.; Bruhin, H. (1953): Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung und Aufbau des Hirschgeweihes. Experientia **9,** 138—140.

Dempster, W. T.; Liddicoat, R. T. (1952): Compact bone as a non-isotropic material. Americ. Journ. Anat. **91,** 331—362.

Gelbke, W. (1973): Materialuntersuchungen an Hirschgeweihen. Säugetierkundl. Mittl. **21,** 348—359.

Heidemann, G. (1973): Zur Biologie des Damwildes. Mammalia depicta, H. 9. Hamburg und Berlin.

Kummer, B. (1959): Biomechanik des Säugetierskelets 6. Hdb. Zool. **8,** Lf. 24, Berlin.

Müller, H. (1970): Über den Einfluß einer künstlichen Veränderung am Geweih eines Damhirsches auf das Verhalten der Artgenossen. Diplomarb. Zool. Inst. d. Univ. Zürich.

Polley, J. R. (1949): Canad. J. Res. (E) **27,** 265 Zit. n. Hoppe-Seyler; Thierfelder (1955): Handbuch der Physiologisch- und Pathologisch-Chemischen Analyse. 10. Aufl., **3,** T. 1. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Rauber, A. (1876): Elastizität und Festigkeit des Knochens. Leipzig.

Sass, F.; Bouché, Chr. (1958): Dubbels Taschenbuch für den Maschinenbau. 11. Aufl., Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Tolnay, V.; Rapp-Sik, S. (1961): Magyar Kem. Lapja **16,** 575. Zit. n. Inczedy, J. (1964): Analytische Anwendung von Ionenaustauschern. Budapest.

Vinz, H. (1970): Die Änderung der Materialeigenschaften und der stofflichen Zusammensetzung des compacten Knochengewebes im Laufe der Altersentwicklung. Nova Acta Leopoldina N. F. **35,** 1—114, Nr. 192.

Anschrift der Verfasser: Dr. Günter Heidemann, Zoolog. Sammlung des Bayerischen Staates, 8 München 19, Maria-Ward-Straße 1b; cand. rer. nat. Wilfried Knief, Institut für Haustierkunde der Universität, Olshausenstraße 40—60, D-2300 Kiel

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. Band · Heft 3

Juni 1976



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Verfielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 3, S. 137—200
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (3), 137—200 (1976)

Chromosomal banding patterns of the Holarctic rodents, *Clethrionomys rutilus* and *Microtus oeconomus*

By C. F. Nadler, V. R. Rausch, E. A. Lyapunova, R. S. Hoffmann and N. N. Vorontsov

Receipt of Ms. 11. 6. 1975

Biologists have long been aware of close similarities between the mammalian faunas of northern Eurasia and northern North America (Flerov 1967; Rausch 1953, 1963; Sushkin 1925; Tugarinov 1934). This similarity is particularly strong between species of tundra and taiga ecosystems (Hoffmann and Taber 1967; Hoffmann 1974). Among the species having Holarctic distributions, the boreal red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pallas), and the tundra vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) (Rausch, op. cit.), of the subfamily Arvicolinae (= Microtinae) (Kretzoi 1962; Repenning 1968), have wide distributions in Eurasia where they inhabit, but are not restricted to, tundra (Ognev 1950; Corbet 1966). East of the Bering Strait, however, the two voles occur only in northwestern North America, and appear in some areas to have narrower habitat niches than Eurasian populations (Bee and Hall 1956; Cowan and Guiget 1956). This pattern of distribution suggests that both species are relatively recent trans-Beringian immigrants into North America from Siberia (MacPherson 1965; Rausch 1963). North American populations are now isolated from conspecifics in eastern Siberia by the flooding of the Bering land bridge about 12,800 years ago as sea level rose (Hopkins 1967). Some of the differences between Alaskan and eastern Siberian populations may have arisen in this period of separation.

Published descriptions of the karyotypes of these voles permitted comparisons of gross morphology of their chromosomes. The diploid number of *Microtus oeconomus* (2n = 30) in Eurasia (Makino 1950; Matthey 1952) is the same as in Alaskan voles (Rausch and Rausch 1968) and the karyotypes are grossly indistinguishable. The same is true of *Clethrionomys rutilus* (2n = 56) in Eurasia (Makino 1952; Shimba et al. 1969) and Alaska (Rausch and Rausch 1975).

Recently it has become possible to make more detailed comparisons of chromosomal homologies, by comparing patterns of banding elicited in chromosomes by certain treatments (Caspersson et al. 1970; Arrighi and Hsu 1971). Among these, the technique of staining chromosomes with Giemsa, after treatment with trypsin (Seabright 1972) produces well-defined bands, and has been increasingly employed in stdies of chromosomal homologies. Giemsa banding studies have already been made of certain Holarctic taxa; karyotypes of the Siberian long-tailed ground squirrel, *Spermophilus undulatus* (Pallas), and the North American *S. columbianus* (Ord) have been compared (Nadler et al. 1975), as have Old and New World *Ovis* (Nadler et al. 1973, 1974). Chromosomal patterns appeared quite conservative, and no major differences in patterns could be found between homologous arm segments in these taxa.

This paper describes the Giemsa band patterns of *Clethrionomys rutilus* from Alaska and Asia and *Microtus oeconomus* from several Alaskan localities. We also make comparisons with North American *C. gapperi* (Vigors), Eurasian *C. glareolus* (Schreber), and preliminary comparisons with Eurasian *C. rufocanus* (Sundevall).

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 137—146

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden ZSAEA7

Materials and Methods

The following specimens were examined: *Clethrionomys gapperi gapperi* (Vigors), Wisconsin. Vilas Co., 5 mi. northeast of Lac du Flambeau, 1 male; *Clethrionomys gapperi galei* (Merriam), Wyoming, Fremont Co., 11 miles south and 8½ miles west of Lander, 1 male; *Clethrionomys rutilus dawsoni* (Merriam), Alaska, Tikchick Lake, 60 miles north of Dillingham, 1 male; Alaska Peninsula, 15 miles north of Egegik, 1 male; vicinity of Anchorage, 2 females and 2 males; Healy, 1 female and 1 male; *Clethrionomys rutilus jacutensis* (Vinogradov), U.S.S.R., Yakutskaya ASSR, Yakutsk, 1 female and 1 male; *Clethrionomys rutilus amurensis* (Schrenk), U.S.S.R., Primorskii Krai, Ussuriisk, 1 female; *Clethrionomys glareolus glareolus* (Schreber), U.S.S.R., Tulskaya Oblast, 12 miles north of Tula, 1 female and 1 male; *Microtus oeconomus macfarlani* Merriam, Alaska, Fairbanks, mile 2, Goldstream Road, 1 male; *Microtus oeconomus kadiacensis* Merriam, Alaska, Izembek Lagoon, 10 miles north of Cold Bay, 1 female; *Microtus oeconomus operarius* (Nelson), Alaska, Bettles, 3 females and 3 males; *Microtus oeconomus yakutatensis* Merriam, Alaska, Homer, 2 females and 2 males. Nomenclature and distribution of subspecies of *M. oeconomus* are based on Rausch (1953).

Most chromosomal preparations were made from bone marrow after colcemide or Velban induced mitotic inhibition. Hypotonic treatment with 0.075M KCl, fixation in 3:1 absolute ethyl alcohol: acetic acid, and flame drying were followed by the Seabright (1972) procedure for developing Giemsa-bands induced by the action of trypsin. Skin biopsies grown in tissue culture through the courtesy of Dr. T. C. Hsu and Ms. Linda Shirley, M. D. Anderson Hospital and Tumor Institute, Houston, Texas, provided the source of other chromosome preparations that were treated by the Seabright (1972) method for G-banding.

Idiograms were constructed only after comparing many G-band karyotypes, and represent a composite view of each taxon; frequently a single karyotype does not display all bands depicted in the idiogram.

Results

All North American populations of *Clethrionomys rutilus* had 2n = 56. All karyotypes were identical, containing 26 pairs of telocentric and one pair of small metacentric autosomes, an X chromosome that was the largest acrocentric of the entire complement, and a small nearly metacentric Y chromosome (Fig. 1). Comparison of Giemsa-band patterns from these North American population yielded similar banding patterns that together were utilized for preparation of the idiogram depicted in Figure 2. The X chromosome was readily identified by its large size and unique

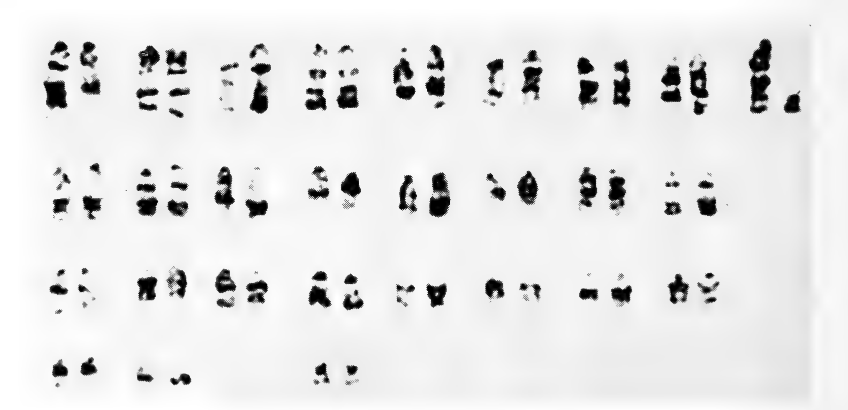


Fig. 1. Karyotype of a male *Clethrionomys rutilus dawsoni* from the Alaska Peninsula illustrating typical Giemsa-banding. The large acrocentric X and small nearly metacentric Y are placed at the right of the top row, and the single pair of small metacentric biarmed autosomes in placed at the right of the bottom row

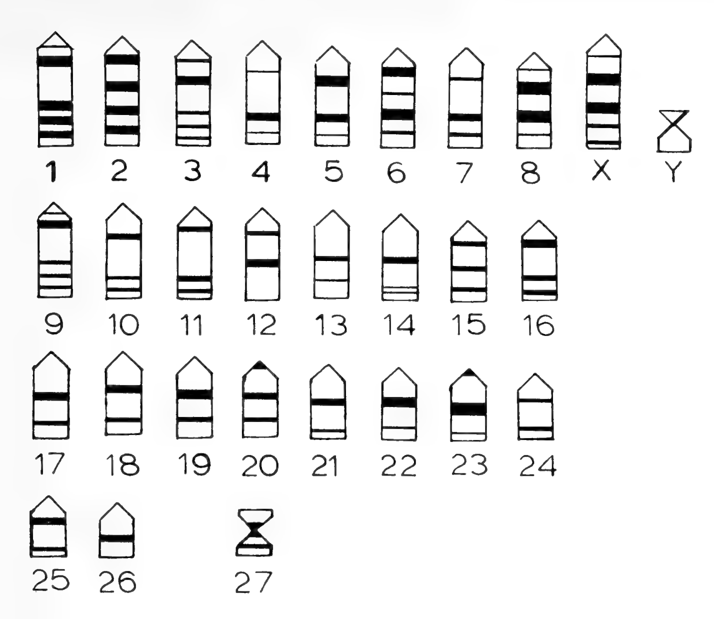


Fig. 2. Idiogrammatic representation of the Giemsa-band pattern of North American *C. rutilus* (chromosomal arrangements as in Fig. 1)

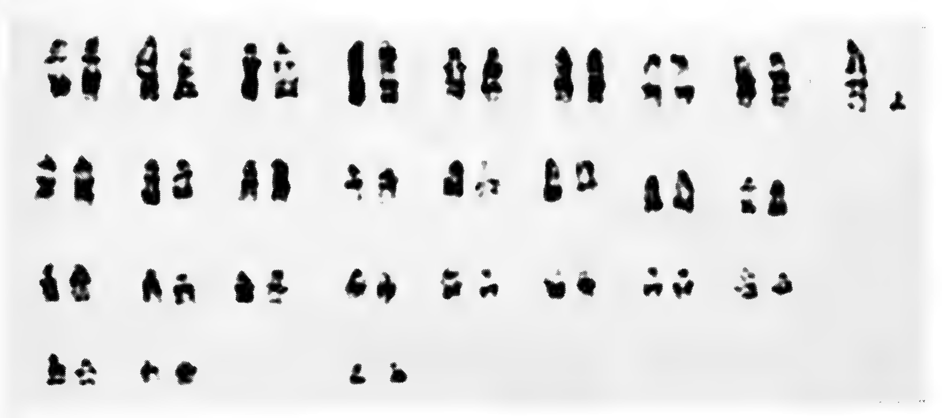


Fig. 3. Karyotype of a male *C. gapperi gapperi* from Wisconsin illustrating typical Giemsa-band pattern (chromosomal arrangements as in Fig. 1)

band pattern and the Y chromosome was distinguishable from the small pair of biarmed autosomes by its lack of bands.

Both subspecies of *Clethrionomys gapperi* (Fig. 3) also displayed 2n = 56 and karyotypes and G-band patterns indistinguishable from those of Alaskan *C. rutilus,* except that the Y chromosome was subtelocentric to telocentric.

Clethrionomys rutilus (Fig. 4) and *Clethrionomys glareolus* from Eurasia were both characterized by 2n = 56 and possessed autosomes morphologically similar to North American *C. rutilus* and *C. gapperi.* G-bands were similar in Eurasian *C. rutilus* and *C. glareolus,* although both inter- and intraspecific comparison of pairs 7 and 8; 9 and 10; 18, 19 and 20; 21 and 22; and 24 and 25 were difficult to assess because patterns within these groups were quite similar. Staining of the biarmed

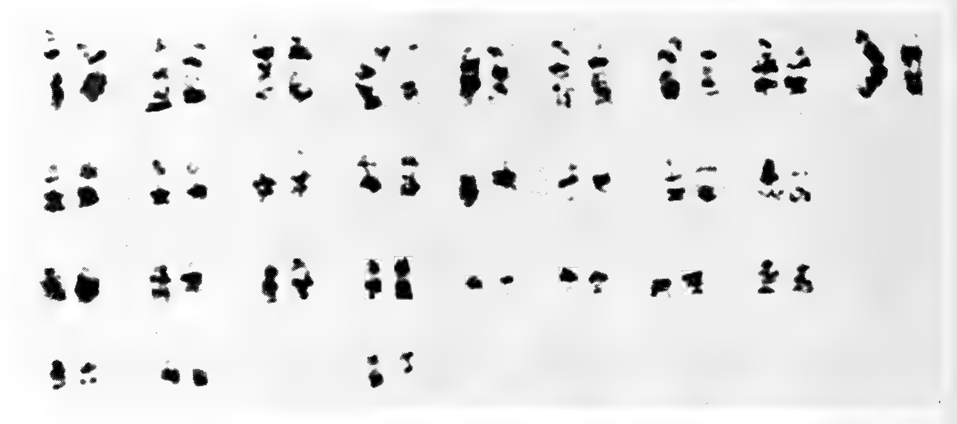


Fig. 4. Giemsa-banded karyotype of a female *C. rutilus jakutensis* from Yakutskaya ASSR, USSR (chromosomal arrangements as in Fig. 1)

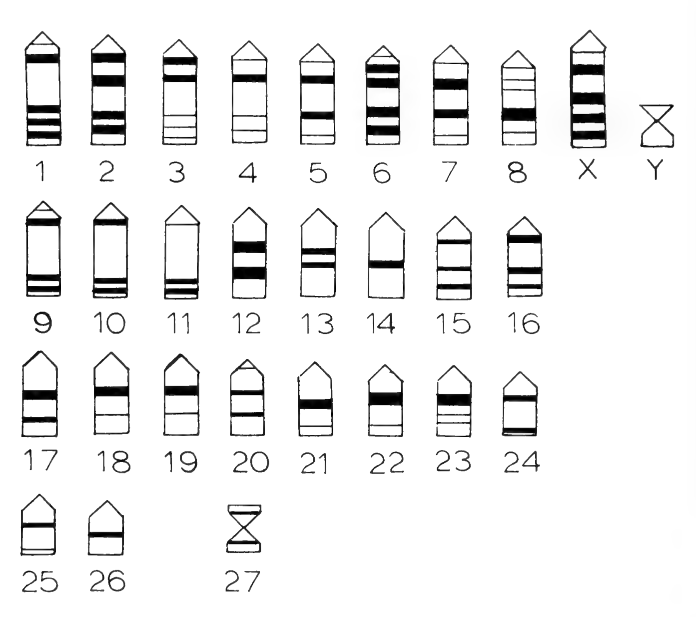


Fig. 5. Provisional idiogram of Giemsa-banding in Eurasian *C. rutilus* and *C. glareolus*, based on specimens from Yakutskaya and Tulskaya oblasts respectively, USSR (Chromosomes arranged as in Fig. 1)

pair of autosomes was faint and the idiogrammatic representation of that pair is tentative. A provisional idiogram reflecting the G-banding of Eurasian *Clethrionomys* is presented in Fig. 5.

Comparison of idiograms from North American and Eurasian *Clethrionomys* demonstrates basically similar patterns and therefore presumed chromosomal homology involving pairs 1—3, 5, 8, 10—13, 15—26, and the X and Y chromosomes. Slight differences observed were the presence of an additional faintly staining band (Eurasian pairs 4—7), the absence of one or two faintly staining bands (Eurasian pairs, 9 and 14) and the possible presence of a second band in Eurasian pair 27, although

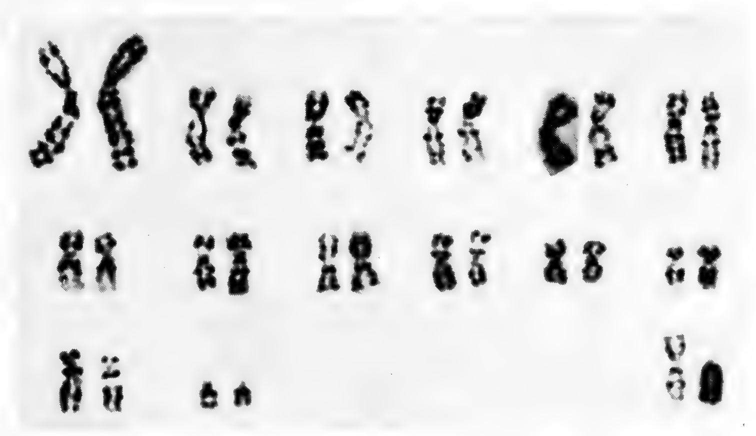


Fig. 6. Karyotype of a male *Microtus oeconomus macfarlani* from Fairbanks, Alaska, illustrating a typical Giemsa-band pattern. Sex chromosomes are placed at the lower right.

LYAPUNOVA regarded these differences as probably artifacts resulting from differences in chromosome contraction, trypsin effect, and staining.

A published G-band karyotype of *Clethrionomys rufocanus* from Japan (MASCARELLO et al. 1974) also shares many similarities with North American *Clethrionomys;* 15 of 27 autosomal pairs and the X chromosome appear homologous whereas 12 are either indeterminate or differ due to the lack of minor bands in *C. rufocanus.* The Y chromosome of *C. rufocanus* is subtelocentric to telocentric (HSU and BENIRSCHKE 1967–71, 119), thus resembling that of *C. gapperi.*

All populations and subspecies of *Microtus oeconomus* uniformly had 2n=30 and karyotypes comprised of 12 pairs of metacentric or submetacentric autosomes, one pair of distinctive subtelocentric autosomes, one small pair of telocentric autosomes, a submetacentric X and an acrocentric Y chromosome (Figs. 6 and 7). *M. oeconomus* G-band patterns possessed no close resemblances to the patterns of *Clethrionomys.*

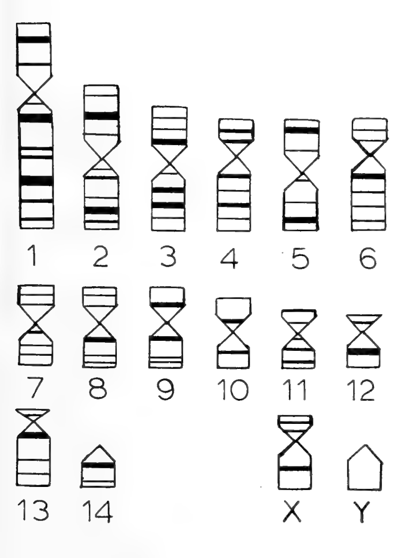


Fig. 7. Idiogram of Giemsa-banding in populations of Alaskan *M. oeconomus* ssp. (chromosomal arrangement as in Fig. 6)

Discussion

All species of *Clethrionomys* inhabiting the Holarctic have similar karyotypes (2n=56); North American *C. rutilus, C. gapperi,* and *C. occidentalis* (HSU and BENIRSCHKE 1967–1971, 171; RAUSCH and RAUSCH 1975), and Eurasian *C. rutilus, C. glareolus, C. rufocanus* (HSU and BENIRSCHKE 1967–1971, 119, 172; MAKINO 1952) and *C. frater* (ORLOV 1974). The only reported variations are 1. in the morphology of the smallest pair of autosomes which ranges from metacentric to submetacentric; 2. differences in Y chromosome structure ranging from metacentric to telocentric; and 3. chromosome polymorphism due to centric fusion

in Alaskan *C. rutilus albiventer* RAUSCH and RAUSCH 1975). Comparison of G-band patterns now generally confirms the chromosomal uniformity originally suggested by conventional methods of chromosome analysis. The absence of differences in banding patterns of Alaskan *C. rutilus* derived from four widely separated populations and the lack of differentiation between these populations and the two specimens of *C. gapperi*, each representing a different subspecis, argue strongly that chromosomal structure has remained intact since divergence of these several populations from a common ancestral stock. Indistinguishable banding patterns also link *C. glareolus* and *C. rutilus* from Eurasia.

Only minor differences, perhaps entirely due to variations in individual interpretation or technical artifacts, distinguish Siberian and North American *C. rutilus*, suggesting that karyotypic stability has been maintained since the time of their geographic separation by inundation of the Bering Strait 12,800 years ago. Eurasian *C. glareolus* and North American *C. gapperi* also display patterns which indicate a high degree of autosomal homology, although differences in Y chromosome structure exist.

The grouping of species of *Clethrionomys* into two groups based on the presence of telocentric or metacentric Y chromosomes was discussed by RAUSCH and RAUSCH (1975). Our studies confirm the presence of nearly metacentric Y chromosomes in *C. glareolus* and Holarctic *C. rutilus* and a nearly telocentric Y in *C. gapperi*. However the similarities in banding patterns between North American *C. rutilus* and *C. gapperi*, together with the unknown meiotic significance of the morphological differences in the Y chromosomes do not provide very solid ground for taxonomic speculation at this time.

Given this chromosomal similarity, it is not surprising that certain taxa of red-backed voles can interbreed. GRANT (1974) paired English *C. glareolus* and *C. gapperi* from Quebec, Canada, and they produced hybrid offspring that were fertile when backcrossed. These interspecific pairs interbred as frequently as intraspecific pairs of both species, and produced litters of similar size. However, F_1 hybrid offspring had higher mortality rates, especially prior to weaning, and "two short attempts to produce an F_2 generation from them were unsuccessful." GRANT (op. cit.) concluded that reproductive isolation between *C. glareolus* and *C. gapperi* was only partial, but that "if they ever made contact in nature, the most likely outcome appears to be selection against hybrids leading to full speciation", and recommended that they be considered semispecies (sensu MAYR 1963) and retain their separate names.

In contrast, *C. glareolus* and Eurasian *C. rutilus* produce sterile male offspring when crossed (SPANNHOF 1960; RAUSCHERT 1963), even though they exhibit the same degree of chromosomal homology as revealed by G-band patterns. Apparently the level of resolution provided by G-banding is not sufficiently fine to allow predictions concerning degree of genetic compatibility.

As in the case of *C. rutilus* (RAUSCH 1963), a trans-Beringian distribution of forest-dwelling *C. gapperi/glareolus* may have existed. This probably was at a much earlier time than in the case of *C. rutilus*, perhaps during the mid-Pleistocene (Mindel-Kansan), about 600,000 years ago when a forest climate may have existed on some part of the land bridge (HOFFMANN, ms). Likewise, the date of evolutionary divergence of the more specialized boreal *C. rutilus* was probably later than that time when the population ancestral to the two forest species, *C. gapperi* and *C. glareolus*, had a Holarctic distribution, unless one postulates that *C. rutilus* is instead ancestral to the forest species. This seems to us less likely, for it would postulate that the ancestral *Clethrionomys* was a more specialized *rutilus*-like form that gave rise to a less-specialized *glareolus-gapperi*-like form.

If one accepts this reasoning, then the taxa that have been separated for a longer time (*C. gapperi, C. glareolus*) have less-developed isolating mechanisms than the taxa that have been separated for a shorter time (*C. glareolus, C. rutilus*). In geographic isolation, *C. glareolus* and *C. gapperi* would have been under similar selective pressures to adapt to their similar forest habitats in Eurasia and North America respectively, and behavioral or genetic mechanisms of reproductive isolation between them would have developed only by chance. On the other hand, the divergence of *C. rutilus*, probably from *C. glareolus*, led to the former becoming adapted to more boreal habitats, including tundra, and, since geographic isolation was not maintained, to selection favoring the development of reproductive isolation. In other words, geographic allopatry and similar ecological niches have resulted in a low rate of evolutionary divergence, whereas geographic sympatry combined with adaptation to different niches produced a more rapid evolutionary divergence. GRANT (op. cit) has adduced a similar argument to account for different rates of evolution between *C. glareolus* and *C. gapperi* on the one hand, and British "mainland" and Skomer island populations of *C. glareolus* on the other.

Fewer homologies were noted between the G-banded chromosomes of Eurasian *C. rufocanus* (MASCARELLO et al. 1974) and Eurasian *C. glareolus* and *C. rutilus* or the North American taxa. These differences are difficult to resolve without access to more *C. rufocanus* material but they may reflect chromosomal divergence that plays a role in the maintenance of reproductive isolation between *C. rufocanus* and *C. rutilus*, well-differentiated taxa that are sympatric throughout most of their vast distribution (OGNEV 1950), in contrast to the small degree of sympatry between *C. glareolus* and *C. rutilus*, and virtual parapatry between *C. rutilus* and *C. gapperi*. In fact, JAMES BEE suggested that the latter two taxa may be conspecific (BEE and HALL 1956), although work in progress has now caused him to consider this less likely (BEE pers. comm.). Laboratory studies of cross-breeding in *C. gapperi* and North American *C. rutilus*, as well as more detailed studies of the zone of potential contact between the two species, are obviously needed.

Intraspecific karyotypic homology, as judged by G-banding, was also demonstrated in Alaskan populations of *Microtus oeconomus*, representing four subspecies. However, comparison of G-banding patterns of *Clethrionomys* and *Microtus* revealed only a few chromosomal pairs suggestive of homology.

Our data from *Clethrionomys* and *Microtus* parallel the chromosomal homology observed in the North American ground squirrel *C. columbianus* and Asian long-tailed ground squirrel *C. undulatus*. In those species similar G-banding was maintained for an estimated 100,000 years or more (NADLER et al. 1975). G-banding homologies in Eurasian and North American *Clethrionomys* provide added evidence for the existence of a Holarctic "Beringian" biogeographic region connected intermittently during its history by a "Bering Land Bridge" that permitted intercontinental dispersal of mammals (GUTHRIE and MATTHEWS 1971).

MASCARELLO et al. (1974) have claimed remarkable interspecific homologies between G-banding patterns of the rodent genus *Neotoma* and such divergent genera as *Peromyscus* and *Rattus*. Our results support their contention that the maintenance of the arrangement of genetic material on chromosomes tends to be long enduring. In *Clethrionomys* such conservative fixation of chromosome structure may offer a distinct selective advantage when compared to the wide range of chromosomal diversity, 2n 17 to 62, seen in various species of *Microtus*.

Our studies of comparative G-banding in related species posed a number of conceptual and practical difficulties. First, how many specimens must be examined in order to characterize a taxon cytogenetically? MASCARELLO et al. (1974) stated that "demonstrating that G-banding patterns are consistent for all cells from an

individual or for all individuals from a species is not considered to be within the scope of this study". They cited CASPERSSON and coworkers (1972) who found no banding variations in human and some plant cells in support of their own analysis of single specimens from each taxon for their intergeneric comparison. Our present studies of North American arvicolines and our prior work on ground squirrels (NADLER et al. 1975) support the view that intraspecific chromosomal homogeneity is to be expected. Nevertheless, we found that several specimens from each taxon, each providing a number of cells favorable for analysis, were necessary to arrive at an acceptable idiogram representative of a specific banding pattern. Only by these means could the medium to small sized chromosomes be characterized, a group that MASCARELLO et al. (1974) also found most difficult to analyze. The difficulty we experienced in comparing one published karyotype from a single specimen of *C. rufocanus* with our material exemplifies these problems and makes the important question of presence or absence of cytogenetic divergence within *Clethrionomys* more difficult to answer.

A second problem relates to the degree of objectivity attainable in making banding comparisons, especially when material is limited or when the same worker does not examine all materials compared. In our experience, differences in banding patterns may often merely reflect subjective views of individual observers; when karyotypes were examined jointly, resolution of such issues as the presence or absence of faint bands or band placement were resolvable. These factors probably account, on the one hand, for the complete homogeneity described for North American *Clethrionomys*, and on the other, for the few differences appearing in the idiograms presented herein for Eurasian and North American *Clethrionomys*. Joint comparison of data in future taxonomic work should be encouraged, to circumvent such technical problems. Despite these difficulties, studies of G-banding in mammals are of value in systematic studies of many taxa including rodents (MASCARELLO et al. 1974), sheep and goats (NADLER et al. 1973, 1974) and primates (LUCAS and WALLACE 1973).

Acknowledgements

We gratefully acknowledge support by National Science Foundation Grants BMS 72—01851 AO3 and BMS 73—01449 A01, the Sprague Foundation, and a grant from Mrs. JOHN WENTWORTH. Dr. T. C. HSU and LJERKA DEUTSCH provided valuable technical assistance in culturing and preparing some of the cytological preparations of North American specimens. C. F. NADLER, JR., R. R. PATTERSON, R. B. NADLER, JOHN HOFFMANN and DAVID HOFFMANN provided field assistance and collected many of the North American specimens. I. B. KARTAVSTEVA and YU. M. BORISOV assisted in the preparation of Eurasian specimens.

Summary

The Giemsa-band patterns of the chromosomes of *Clethrionomys rutilus, C. glareolus, C. gapperi,* and *Microtus oeconomus* are described. Comparisons of banding patterns between Siberian and Alaskan *C. rutilus*, and between these *C. rutilus* populations, *C. glareolus*, and *C. gapperi* reveal only minor autosomal differences that are probably artifacts of fixation and/or interpretational differences. Problems of G-band interpretation are discussed. *C. rutilus and C. glareolus* both possess a nearly metacentric Y chromosome, while *C. gapperi* and *C. rufocanus* have a subtelocentric to telocentric Y. These chromosomal similarities are associated with the demonstrated ability of certain taxa of *Clethrionomys* to hybridize. *C. glareolus* and *C. gapperi,* isolated for a long time period but adapted to similar environments, have less-developed isolating mechanisms than do *C. glareolus* and *C. rutilus,* probably isolated for a shorter time, but in geographic contact, and adapted to different ecological niches. Chromosomal homologies among the Holarctic species studied *(C. rutilus, M. oeconomus)* lend additional support to the concept of a Beringian biogeographic region.

Zusammenfassung

Giemsa-Bandmuster der holarktischen Nagetiere, Clethrionomys rutilus (Pallas) und Microtus oeconomus (Pallas)

Die G-Bandmuster deuten an, daß die Chromosomen von Rötelmäusen, *C. rutilus* (Pallas), aus Alaska und Sibirien sich voneinander und von denen der Arten *C. gapperi* (Vigors) und *C. glareolus* (Schreber) durch geringe autosomale Merkmale unterscheiden, die möglicherweise Fixierungsartefakte darstellen. In ihren Autosomen stimmen diese *Clethrionomys*-Arten offensichtlich völlig überein. Es wurde bestätigt, daß zwei Gruppen durch die Form der Y-Chromosomen zu unterscheiden sind: metacentrisch bei *C. rutilus* und *C. glareolus;* subtelocentrisch bis telocentrisch bei *C. gapperi* und *C. rufocanus* (Sundevall). Artkreuzungen bei *Clethrionomys* spp. sind erfolgreich, aber die Männchen der F1-Generation scheinen immer steril zu sein. Nordische Wühlmäuse, *Microtus oeconomus* (Pallas), zeigen anscheinend keine chromosomalen Unterschiede zwischen Alaska und Sibirien. *C. glareolus* und *C. gapperi* sind wahrscheinlich seit der vorletzten Glazialphase in Eurasien beziehungsweise in Nordamerika isoliert worden. Bei diesen allopatrischen Arten, die ähnliche Biotopansprüche aufweisen, sind Isolationsmechanismen vielleicht verhältnismäßig schwächer, als bei *C. glareolus* und *C. rutilus.* Bei den letzteren, die sich in einer weit ausgedehnten Kontaktzone treffen und verschiedene ökologische Nischen bewohnen, scheinen Isolationsmechanismen stärker entwickelt zu sein. Die Homologie der Chromosomen der untersuchten holarktischen *C. rutilus* und *M. oeconomus* stimmt mit der Vorstellung überein, daß Beringia ein Zentrum der Anpassung an die arktischen Existenz-Bedingungen war.

References

Arrighi, F. E.; Hsu, T. C. (1971): Localization of heterochromatin in human chromosomes. Cytogenetics **10**, 81—86.

Bee, J. W.; Hall, E. R. (1956): Mammals of northern Alaska on the Arctic slope. Univ. of Kans. Mus. Nat. Hist., Misc. Publ. **8**.

Caspersson, T. A.; Chapelle, A. de la; Schroder, J.; Zech, L. (1972): Quinacrine fluorescence of metaphase chromosomes. Exp. Cell. Res. **72**, 56—59.

Caspersson, T. A.; Zech, L.; Johansson, C. (1970): Differential banding of alkylating fluorochromes in human chromosomes. Exp. Cell. Res. **60**, 315—319.

Corbet, G. B. (1966): The terrestrial mammals of western Europe. London: G. T. Foulis.

Cowan, I. McT.; Guiguet, C. J. (1956): The mammals of British Columbia. Brit. Col. Prov. Mus., Handbook No. **11**, Victoria, B. C.

Flerov, K. K. (= Flerow, C. C.) (1967): On the origin of the mammalian fauna of Canada. In: Hopkins, D. M. (ed.), The Bering land bridge. pp. 271—280. Stanford Univ. Press.

Grant, P. R. (1974): Reproductive compatibility of voles from separate continents (Mammalia: *Clethrionomys).* J. Zool., London, **174**, 245—254.

Guthrie, R. D.; Matthews, J. V. Jr. (1971): The Cape Deceit fauna — early Pleistocene mammalian assemblage from the Alaskan arctic. Quat. Res. **1**, 474—510.

Hoffmann, R. S. (1974): Terrestrial vertebrates. In: Ives, J. D.; Barry, R. G. (eds.), Arctic and alpine environments. pp. 475—568. London: Methuen.

Hoffmann, R. S.; Taber, R. D. (1967): Origin and history of Holarctic tundra ecosystems, with special reference to their vertebrate faunas. In: Wright, H. E., Osburn, W. H. (ed.), Arctic and alpine environments. Proc. 7th INQUA Congress **10**, pp. 143—170. Bloomington: Indiana Univ. Press.

Hopkins, D. M. (1967): The Cenozoic history of Beringia — a synthesis. In: Hopkins, D. M. (ed.), The Bering land bridge. pp. 451—484. Stanford Univ. Press.

Hsu, T. C.; Benirschke, K. (1967—1971): An atlas of mammalian chromosomes. Vols. **1—6.** New York: Springer.

Kretzoi, M. (1962): Arvicolidae oder Microtidae? Vertebrata hungar., Budapest, **4**, 171—175.

Lucas, M.; Wallace, I. (1973): Chromosomes of *Gorilla gorilla gorilla.* J. Zool., London, **169**, 403—407.

MacPherson, A. H. (1965): The origin of diversity in mammals of the Canadian arctic tundra. Syst. Zool. **14**, 153—173.

Makino, S. (1950): Studies on murine chromosomes, VI. Morphology of the sex chromosomes in two species of *Microtus.* Annot. Zool. Japan **23**, 63—68.

Makino, S. (1952): A contribution to the study of the chromosomes in some Asiatic mammals. Cytologia **16.**

Mascarello, J. T.; Stock, A. D.; Pathak, S. (1974): Conservatism in the arrangement of genetic material in rodents. J. Mammal. **55**, 695—704.
Matthey, R. (1952): Chromosomes de Muridae (Microtinae et Cricetinae). Chromosoma **5**, 113—138.
Mayr, E. (1963): Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Belknap Press, Harvard Univ.
Nadler, C. F.; Hoffmann, R. S.; Woolf, A. (1973): G-band patterns as chromosomal markers, and the interpretation of chromosomal evolution in wild sheep *(Ovis).* Experientia **29**, 117—119.
Nadler, C. F.; Hoffmann, R. S.; Woolf, A. (1974): G-band patterns, chromosomal homologies, and evolutionary relationships among wild sheep, goats, and aoudads (Mammalia, Artiodactyla). Experientia **30**, 744—746.
Nadler, C. F.; Lyapunova, E. A.; Hoffmann, R. S.; Vorontsov, N. N.; Malygina, N. A. 1975): Chromosomal evolution in Holarctic ground squirrels *(Spermophilus).* 1. Giemsa-band homologies in *Spermophilus columbianus* and *S. undulatus.* Z. Säugetierkunde **40**, 1—7.
Ognev, S. I. (1950): Zveri SSSR i prilezhashchikh stran. Vol. **7**. Moscow—Leningrad: Acad. Sci. Engl. transl. (1963): Off. Tech. Serv. 63—11059.
Orlov, V. N. (1974): Kariosistematika mlekopitayushchikh. Moscow: Nauka.
Rausch, R. L. (1953): On the status of some Arctic mammals. Arctic **6**, 91—148.
Rausch, R. L. (1963): A review of the distribution of Holarctic Recent mammals. In: Gressitt, J. L. (ed.), Pacific Basin Biogeography. 10th Pac. Sci. Congr., Honolulu, Honolulu: Bishop Mus. Press.
Rausch, R. L.; Rausch, V. R. (1968): On the biology and systematic position of *Microtus abbreviatus* Miller a vole endemic to the St. Matthew Islands, Bering Sea. Z. Säugetierkunde **33**, 65—99.
Rausch, R. L.; Rausch, V. R. (1975): Relationships of the red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pallas), in North America: karotypes of the subspecies *dawsoni* and *albiventer.* Syst. Zool. **24**, 163—170.
Rauschert, K. (1963): Sexuelle Affinität zwischen Arten und Unterarten von Rötelmäusen *(Clethrionomys).* Biol. Zentralbl. **82**, 653—664.
Repenning, C. A. (1968): Mandibular musculature and the origin of the subfamily Arvicolinae (Rodentia). Acta Zool. Cracoviensia **13**.
Seabright, M. (1972): The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man. Chromosoma **36**, 204—210.
Shimba, H.; Itoh, M.; Obara, Y.; Kohno, S.; Kobayashi, T. (1969): A preliminary survey of the chromosomes in field mice, *Apodemus* and *Clethrionomys.* J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool. **17**, 257—262.
Spannhof, L. (1960): Histochemische Untersuchungen zur Sterilität bei männlichen Säugerbastarden (Artkreuzung der Rötelmäuse *Clethrionomys glareolus* × *Cl. rutilus).* Verhandl. Dt. Zool. Ges., Zool. Anz., Suppl. **23**, 99—107.
Sushkin, P. P. (1925): Zoologicheskie oblasti srednei Sibiri i blizhaishikh chastei nagornoi Azii, i opit istorii sovremennoi fauni Palearkticheskoi Azii. Byull. Mosk. Ob-va Ispit. Prirodi, Otd. Biol. **34**, 7—86.
Tugarinov, A. Ya. (1934): Essay on the history of the Arctic fauna of Eurasia 2nd Intern. Congr., INQUA, Fasc. **5**, 47—58.

Author's addresses: C. F. Nadler, Dept. of Medicine, Northwestern University Medical School, Chicago, Illinois 60611, USA; V. R. Rausch, Dept. of Microbiology, Western College of Veterinary Medicine, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada S7N OWO; E. A. Lyapunova and N. N. Vorontsov, Institute of Biology and Pedology, Far East Scientific Center, Academy of Sciences of the USSR, Vladivostok 690022; R. S. Hoffmann, Museum of Natural History and Dept. of Systematics and Ecology, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045, USA

Zeichnung und Färbung bei Wölfen und den Kieler Pudel-Wolf-Bastarden[1]

Von Christine Schleifenbaum

Aus dem Institut für Haustierkunde der Universität Kiel
(Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre)

Eingang des Ms. 3. 5. 1975

Einleitung

Inzwischen ist verschiedentlich über die Kieler Kreuzungsexperimente zwischen Pudel ♂♂ unterschiedlicher Größenschläge und Wildcaniden ♀♀ berichtet worden (u. a. Herre 1964, 1966, 1971a, b). Hier soll ausschließlich von den sogenannten „Puwos" — Pudelwölfen —, dem Großpudel und dem Wolf, der Stammform aller Haushunde (Herre und Röhrs 1973), die Rede sein.

Ursprünglich war es nicht Ziel dieser Bastardierungsversuche, Fragen der Vererbung von Felleigenarten zu klären. Dies Vererbungsgeschehen schien weniger interessant. Für die Schwarzfärbung der für das Kreuzungsexperiment verwandten Pudel war monogener, dominanter Erbgang bekannt, ihr wurde die Wildfärbung des Wolfes als einheitlicher Komplex gegenübergestellt. Bei den Kieler Puwo-Bastarden standen Probleme der Vererbung von Organbesonderheiten im Vordergrund. Ausgangspunkt war die Klärung der Fragen nach Bedeutung von Erbgrundlage und Umwelteinflüssen auf das Gehirn (Weidemann 1970) als dem auch Verhaltenseigenarten wesentlich steuernden Organ (Herre und Röhrs 1973). Alle bisherigen Untersuchungen an Körperteilen unserer Canidenbastarde, auch Schädelanalysen gehören inzwischen dazu (G. Rempe 1972), machen anschaulich, daß funktionell einheitlich erscheinende Gebilde bei ihrer Gestaltung von sehr vielen Erbgrundlagen gesteuert werden; sie haben eine polygene Verankerung, und die mitwirkenden Erbanlagen sind voneinander trennbar. Entsprechendes hat sich inzwischen für Färbung, Zeichnung und andere Felleigenarten ergeben. Damit lassen sich neue Gesichtspunkte zum Verständnis von Zeichnungsbesonderheiten verschiedener Hunderassen gewinnen, und die Bedeutung der Wildart als Grundlage von Erörterungen über Haustiere wird erneut unterstrichen (Herre und Röhrs 1973).

Inzwischen wurde im Kieler Institut ein recht umfangreiches Puwo-Material erzüchtet — ca. 40 Tiere 1. Generation und 100 Tiere 2. Generation. Nun bietet es sich an, auch Fragen der Vererbung von Färbung und Zeichnung nachzugehen.

Unsere Kieler Kreuzungen zwischen Wolf ♀ und Haushund ♂ sind bekanntlich nicht die ersten Bastardisierungen zwischen Wolf und Hund (Brainard 1942; Gray 1954; Iljin 1941; Kohts 1948; Noack 1887; Rheinsberger 1931 u. a.); sie haben aber den Vorzug, daß als Partner für den Wolf, dessen Erbgut wie bei allen Wildarten wohl überwiegend heterozygot ist, ein rassereiner Hund, der schwarze Großpudel, gewählt wurde. Anatomische Untersuchungen lehrten, daß sich der Pudel, abgesehen von Fellmerkmalen von anderen gleichgroßen Haushunden vergleichbarer Wuchsform, so auch vom Deutschen Schäferhund, der äußerlich einen wolfsähnlichen

[1] Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre gilt mein besonderer Dank für die vielfältige Förderung dieser Arbeit.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 147—167

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden ZSAEA7

Eindruck macht, nicht unterscheidet. Vom Wolf weicht der Pudel, wie auch andere Haushundrassen, in vielen Organeigenarten ab, besonders aber in Fellcharakteristika. Während beim Wolf auch für Fellbesonderheiten, wie bei allen Wildarten, heterozygote und polygene Erbgrundlagen anzunehmen sind — die nicht unerhebliche Variabilität innerhalb freilebender Populationen weist darauf hin — dürften beim Pudel wenigstens für einige Fellmerkmale homozygote Zustände vorhanden sein. Für alle früheren Experimente wurden nicht rassereine Haushunde verwandt, was die ohnehin komplexen Erbgänge noch undurchsichtiger macht.

Den Beschreibungen und theoretischen Erörterungen unseres Kreuzungsexperimentes seien einige Erklärungen vorangestellt, welche die Fellfärbung und Zeichnung, die Fellzusammensetzung allgemein und die Fellstruktur betreffen.

1. Bei den Kieler Pudel-Wolf-Kreuzungen spielen folgende Fellfarben eine Rolle: Schwarz, „Wildfarben“ und Silbrig-grau.

Schwarz ist im Erbgut unseres Großpudelstammes nachweislich (s. u.) dominant und homozygot vorhanden. Damit können die übrigen rezessiven Fellfarben wie Braun, Weiß, Silbergrau und Apricot, welche von der FCI (Fédération Cynologique Internationale) im „Standard für Pudel“ zugelassen sind, im Erbgut unserer Pudel ausgeschlossen werden. Da Schwarz dominant ist, erscheint auch die 1. Puwo-Generation schwarz und ebenso ein Großteil der 2. Nachzuchtgeneration.

„Wildfarbigkeit“ in ihrer typischen Ausprägung besitzen unsere Wölfe. „Wildfarbenes“ Fell wird gebildet durch Haaranteile mit schwarzem Pigment (Eumelanin), wie es auch die Großpudel besitzen, und, dies ist sehr wichtig, gelbem Pigment (Phaeomelanin) sowie durch pigmentfreie weiße Anteile. Bei der Beschreibung und Deutung der Fellfarben der Individuen der 2. Puwo-Generation wird im Rahmen einer groben Faktorenanalyse etwa ein Viertel der Tiere als mehr oder weniger „wildfarbig“ im Gegensatz zu schwarzen und silbrig-grauen Tieren (s. u.) bezeichnet. Es werden aus Gründen der Überschaubarkeit in der Gruppe der „Wildfarbenen“ alle Individuen zusammengefaßt, die in irgendeiner Fellpartie neben schwarzem auch gelbes Pigment zeigen; dies kann auf gelbe Überaugenflecken, gelbe Ohrfärbung, einen gelben Halsfleck o. ä. beschränkt sein, d. h. es treten stark abgewandelt „wildfarbene“, fast schwarze Tiere auf. Dabei ist noch zu bemerken, daß im Laufe der Ontogenese vom neonaten zum adulten Tier mehrfach ein Wandel in Färbung und Zeichnung auftreten kann (s. u.). Diese Erscheinungen machen besonders deutlich, daß sich das Fell des Wolfes nicht einfach wie das des Pudel durch eine bestimmte Farbe charakterisieren läßt. Das Vorhandensein mehrerer Farben ergibt eine Zeichnung (s. u.), die beim Wolf als einheitlicher Komplex erscheint und damit dazu verleitet, das Wolfsfell als „wildfarben“ zu beschreiben. Das Auftreten einzelner “abgesprengter“ Färbungs- und Zeichnungselemente des Wolfes bei einigen Bastardtieren — es gibt daneben eine Reihe sehr wolfsähnlich gefärbter, hell-„wildfarbener“ Individuen — veranschaulicht, daß das typische Wolfsfell durch das Zusammenwirken sehr vieler Erbeinheiten entsteht. Während die schwarze Farbe des Pudels monogenen Erbgang zeigt, wird die „Wildfarbe“ des Wolfes, die eigentlich eine Zeichnung ist, durch polygenen Erbgang bewirkt.

Silbrig-graue Individuen treten vereinzelt unter den Puwos der 2. Nachzucht-(N_2)-Generation auf. Ihre Färbung entsteht durch Aufhellungen des Einzelhaares und teilweise durch vermehrtes Auftreten weißer Stichelhaare. Das Erbgut dieser Tiere dürfte kaum dem der Silberpudel vergleichbar sein. Silbrig-graue N_2-Puwos werden als das Ergebnis von Neukombinationen von Genen aus dem Erbgut des Pudels und des Wolfes gedeutet (s. u.).

2. Zeichnung ist, wie bei der Fellfärbung angedeutet, ein wesentlicher Faktor, der bei der Beurteilung der Felle der Pudel-Wolf-Kreuzungen berücksichtigt werden muß. Zeichnung, vom Wolf herkommend, erweist sich als dominant gegenüber Fehlen

von Zeichnung, wie es für den Pudel typisch ist. Durch Schwarz relativ verdeckte Zeichnung besitzen alle N_1-Bastarde sowie die Mehrheit der dunklen N_2-Puwos. Die „wildfarbenen" besitzen ohnehin Zeichnung.

3. Im allgemeinen ist das Canidenfell aus 6 Haartypen zusammengesetzt (Brunsch 1956): 1. Linearhaar = Leithaar, 2. Grannenhaar, 3. Wellgrannenhaar, 4. Grannenwellhaar, 5. grobes und 6. feines Wellhaar. Die Haartypen 1 bis 3 bilden das Deckhaar, 5 und 6 die Unterwolle, 4 stellt einen Übergang vom Deckhaar zur Unterwolle dar, wird beim Wolf allerdings noch zum Deckhaar gerechnet.

4. Für die Beschreibung der Fellstruktur werden folgende Begriffe verwandt (s. auch Haltenorth 1958; Schultz-Roth 1972):

a. Das Wolfsfell ist als stockhaarig zu kennzeichnen. Der Wolf besitzt glattes Deckhaar und dichte Unterwolle; er hat einen jährlichen Haarwechsel.
b. Das Fell des Pudels läßt sich als wollhaarig charakterisieren, ihm fehlt nach Brunsch (1956) der Haartyp 1, das Linear- oder Leithaar, Deckhaar und Unterwolle lassen sich nicht mehr eindeutig trennen, die Haartypen haben sich angeglichen. Der Pudel besitzt anhaltendes Haarwachstum, damit keinen Haarwechsel.
c. Die N_1-Puwo-Generation wird als strupphaarig beschrieben. Strupphaar ist wirrgerichtetes ± langes Stockhaar. Bei N_1-Puwos ist wiederum ein Haarwechsel zu beobachten.
d. In der N_2-Generation treten Individuen mit den obengenannten drei Fellstrukturen auf. Stockhaar erscheint als Kurz-, Normal- (wie beim Wolf) und Lang-Stockhaar. Wollhaarige Individuen entsprechen nicht ganz den Pudeln. Die echte Pudellocke (s. u.) wird noch nicht wieder ausgebildet. Neben strupphaarigen Tieren können auch solche mit Rauh- oder Wirrhaar (terrierähnlich) auftreten. Auch bei allen N_2-Puwos, selbst den pudelartigen, konnte ein Haarwechsel nachgewiesen werden.

Beschreibungen

1. Pudel

Unser Großpudelstamm nahm seinen Ausgang von Tieren, deren Ahnen seit Jahrzehnten in den Zuchtbüchern des Deutschen Pudel-Klubs geführt werden. – Der erste Rüde, der für das Puwo-Experiment eingesetzt wurde, war Julius von Orplid DPZ Bd. 40, Nr. 55502. –

Typische Merkmale sind: Einheitlich tiefschwarze Färbung (dominant), jegliches Fehlen von Zeichnungselementen auch im Einzelhaar, darauf sei schon hier besonders hingewiesen. Beide Merkmale liegen in homozygotem Zustand vor, was auch durch langjährige Inzuchten über mehrere Generationen geprüft wurde. Der Pudel zeichnet sich im Vergleich zum Wolf durch einige besondere Haareigenarten aus (Brunsch 1956). Wie schon erwähnt, fehlen ihm die Leithaare. Er besitzt eine Wollhaarbildung, die der bei vielen Hausschafen gleicht, d. h. die Haartypen haben sich angeglichen und lassen sich nur noch durch unterschiedliche Dicke unterscheiden. Eine echte Grannigkeit, wie sie normalerweise für das Deckhaar kennzeichnend ist, liegt nicht mehr vor. Hinzu tritt Lockenbildung. In dieser ausgeprägten Form ist sie einmalig unter den Haushunden. Sie steht mit Störungen im Haarstrich in Zusammenhang (Miessner 1964). Das Haar des Pudels wächst lang ab. Der sonst übliche rhythmische Haarwechsel bleibt aus. Schließlich besitzt der Pudel langbehaarte Hängeohren, zwar kein Fellmerkmal aber für das äußere Erscheinungsbild von wesentlicher Bedeutung. Annähernd übereinstimmend mit dem Wolf ist die Körpergröße unserer Tiere, die über der jetzt für Zuchtbuchpudel zugelassenen liegt.

2. Wölfe

Die Wölfe unseres Kreuzungsexperimentes sind jugoslawischer Herkunft. Ihr Fell besitzt die ursprüngliche „Wildfarbe", wie sie bei unserem europäischen Wolf anzutreffen ist. Ihre Färbung besteht im allgemeinen Eindruck aus einem Gemisch von schwarzen, rötlich-gelben und grauen Farbtönen, auch rein weiße Partien sind vorhanden. Es ist ein Pigmentierungsgefälle von dorsal dunkleren Tönungen nach ventral helleren festzustellen. Es gibt bei Wölfen gleicher Herkunft hellere und dunklere Individuen.

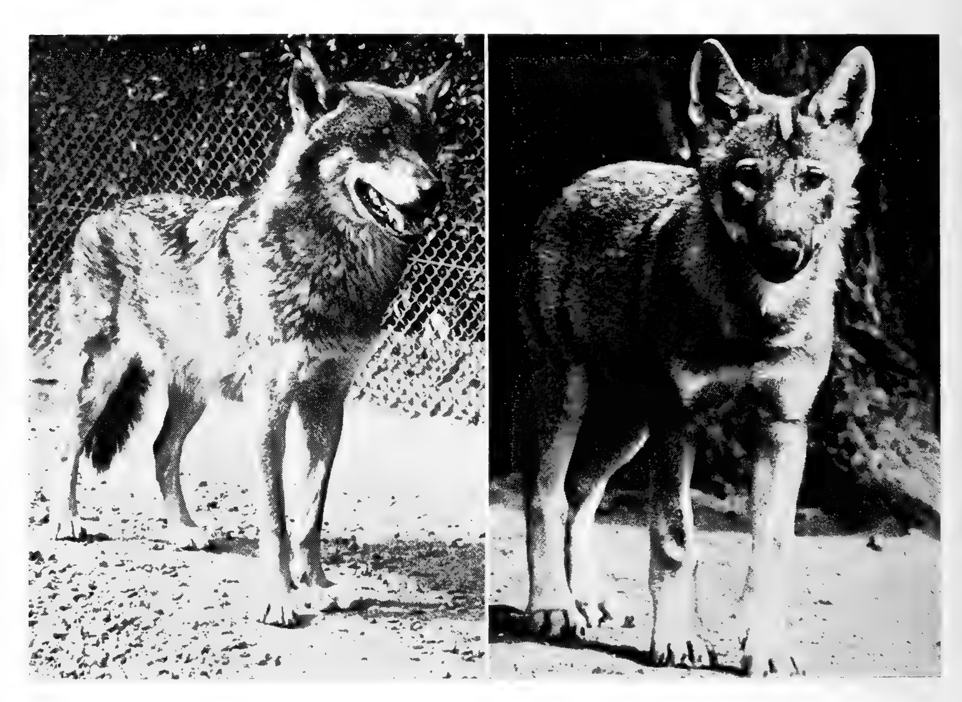


Abb. 1 (links). Jugoslawischer Wolf (adult). — *Abb. 2 (rechts).* Jugoslawischer Wolf (Jungtier)

Um das Fell des Wolfes genauer zu charakterisieren, muß neben der Färbung als eine davon „unabhängige" Erscheinung die Zeichnung betrachtet werden (Kohts 1947). Die Zeichnung wird durch unterschiedliche Färbung der Haare, verschiedene Haarlänge und Haarzusammensetzung bewirkt; bei der Färbung wechselt die Intensität der Pigmenteinlagerungen ebenso wie die Ausdehnung der farblichen Bereiche innerhalb des Haares. Diese Vielfalt erschwert die Klärung der Zusammenhänge, weist aber gleichzeitig auf die Beteiligung mehrerer Gene hin. Als Zeichnungselemente, die im Rahmen der individuellen Variabilität unterschiedlich deutlich ausgeprägt sind, fallen auf (Abb. 1): Ein heller Überaugenfleck, eine helle Wangenpartie, die fast weiße Umgebung der Schnauze, die relativ hellen Innenseiten der Ohren. Der Ohrrücken dagegen und die Kopfpartie zwischen den Ohren bis hin zum Hinterkopf ist rotbraun gefärbt. Am Hals zeichnet sich jederseits eine helle Binde ab. Hinter der Schulter befindet sich im Fell eine Aufhellung, ein typischer Sattelfleck hebt sich ab. Die Rückenfärbung ist deutlich dunkler als die der Flanken, bzw. es hebt sich eine Rückenzeichnung gegenüber den Seitenpartien ab. Die Frontalansicht (Abb. 2) zeigt besondere Aufhellungen an der Kehle, am Hals, der Oberarmregion, die teilweise ineinanderfließen, sowie einen dunklen Streifen auf rötlich

braunem Grund an den Vorderextremitäten. Bei jugendlichen Individuen, manchmal auch nach dem Haarwechsel älterer Tiere, also wenn das Fell noch nicht endgültig ausgewachsen ist, erscheint die Zeichnung häufig besonders klar. Zunahmen in der Haarlänge und Verdichtungen in der Fellzusammensetzung lassen die Einzelelemente der Zeichnung ineinander übergehen. Besonders in dunkel erscheinenden Körperregionen ist die Unterwolle oft anders, gelblich-beige, gefärbt. Aber das Deckhaar, welches die dunkle Zeichnung ausmacht, überdeckt mit seinen schwarzen Haaranteilen diese hellere Färbung weitgehend. Es ist anzunehmen, daß die Erbeinheiten, welche Färbung und Zeichnung des Wolfsfelles bewirken, auf verschiedenen Chromosomen liegen, so daß Koppelung bei der Merkmalsgestaltung weitgehend ausgeschlossen werden kann. Dies wird schon bei der großen Variabilität innerhalb der Wölfe deutlich, wird sich aber besonders bei der Analyse der Phaenotypen der N_2-Generation der Pudelwölfe zeigen. Wie wichtig die Unterscheidung von Färbung und Zeichnung ist, wird bei der Betrachtung Nordamerikanischer Wölfe besonders anschaulich. Die Nordamerikanischen Wolfspopulationen zeigen viel häufiger Farbvarietäten als die Eurasiatischen, bei denen selten Schwärzlinge, Albinos oder gelbliche Individuen auftreten (Heptner und Naumov 1974). Es gibt schwarze und sehr helle, fast weiß wirkende Wölfe in Nordamerika. Aber eine Analyse lehrt, daß beide gewisse Zeichnungselemente besitzen, die denen der „wildfarbenen" Wölfe entsprechen, zumindest eine Rückenzeichnung ist deutlich (Abb. 3). Auch bei schwarz wirkenden Puwos erhalten sich in der Rückenpartie am hartnäckigsten gewisse Zeichnungselemente.

Im Schrifttum wird immer wieder darauf hingewiesen, daß der Wolf schon in freier Wildbahn dazu neigt, Farbvarietäten auszubilden (Pocock 1935; Kohts 1948; Jolicoeur 1959; Young und Goldman 1964; Mech 1967). Es kann als sicher gelten, daß es sich dabei um erblich gesteuerte Eigenarten handelt. Die Vielfalt der Phaenotypen des Wolfes weist auf hochpolygene Verhältnisse hin. Dies ist zum Verständnis der Farbvielfalt beim Haushund von Interesse. Durch Abgrenzung und Vermehrung kleiner Populationen der Wildart bei der Bildung des Haustieres (Herre und Röhrs 1973) können sich relativ früh in der Domestikation als Folge von Rekombinationen (Savage 1971) Abweichungen von der „normalen" Wildfarbe" erblich fixieren, weil rezessive Faktoren erbrein werden, oder sich im Zusammenhang damit neue epistatische Wirkungen einstellen, die zu veränderten, in älterer Bezeichnungsweise „mutierten" Phaenotypen führen, ohne daß aktuelle Mutationen im Erbgut auftraten. Solche Vorgänge bei der Verteilung von Farbgenen werden durch Wandlungen in Genen unterstützt, welche auf Haareigenarten wirken. Allgemein scheint in der Domestikation die Tendenz zu bestehen, die Komplexität im Erbgut der Wildform in verschiedenster Weise abzuwandeln und dabei zu vereinfachen. Monogene Erbgänge gewinnen an Bedeutung (Kosswig 1963).

Voraussetzung für jegliche Fellzeichnung ist das Vorhandensein verschiedener, wenigstens zweier Farben bzw. des Gegensatzes hell—dunkel in den Haaren der entsprechenden Körperregionen. Die Zeichnung innerhalb des Wolfsfelles geht auf Farbbesonderheiten in Einzelhaaren zurück. Die wenigsten Haare in den charakteristisch gezeichneten Zonen sind einfarbig, zumindest soweit es die Deckhaare betrifft, die vor allem den optischen Gesamteindruck des Felles ausmachen. Die Deckhaare zeigen eine typische Bänderung, d. h. in ihnen sind Farben in Ringen verschiedener Breite angeordnet. Diese Haare können einfach und auch mehrfach gebändert sein, sie können zwei- oder dreifarbig sein. Für die Zeichnung von Bedeutung ist vor allem die Zeichnung der Haarenden, d. h. gewöhnlich eine dunkle Haarspitze, der ein helles Band folgt. Wenn hier von Bänderung der Haare die Rede ist, so könnte versucht werden, diese Farbstoffverteilung dem Wirken von Allelen aus der Agoutiserie zuzuschreiben, wie sie für Rodentia und Lagomorpha beschrieben wird. Hier ist Vorsicht geboten, da eine Homologisierung von Farb- bzw. Zeichnungsgenen der

obengenannten Gruppen mit denen der Carnivora nach verschiedenen Befunden sehr fragwürdig erscheint (s. u.). Die Unterwolle besitzt im Gegensatz zum Deckhaar nur vereinzelt Zeichnungselemente in Form einer sehr kurzen schwarzen Spitze. Meist ist die Unterwolle relativ einheitlich gelb, hellbeige oder gar weißlich gefärbt.

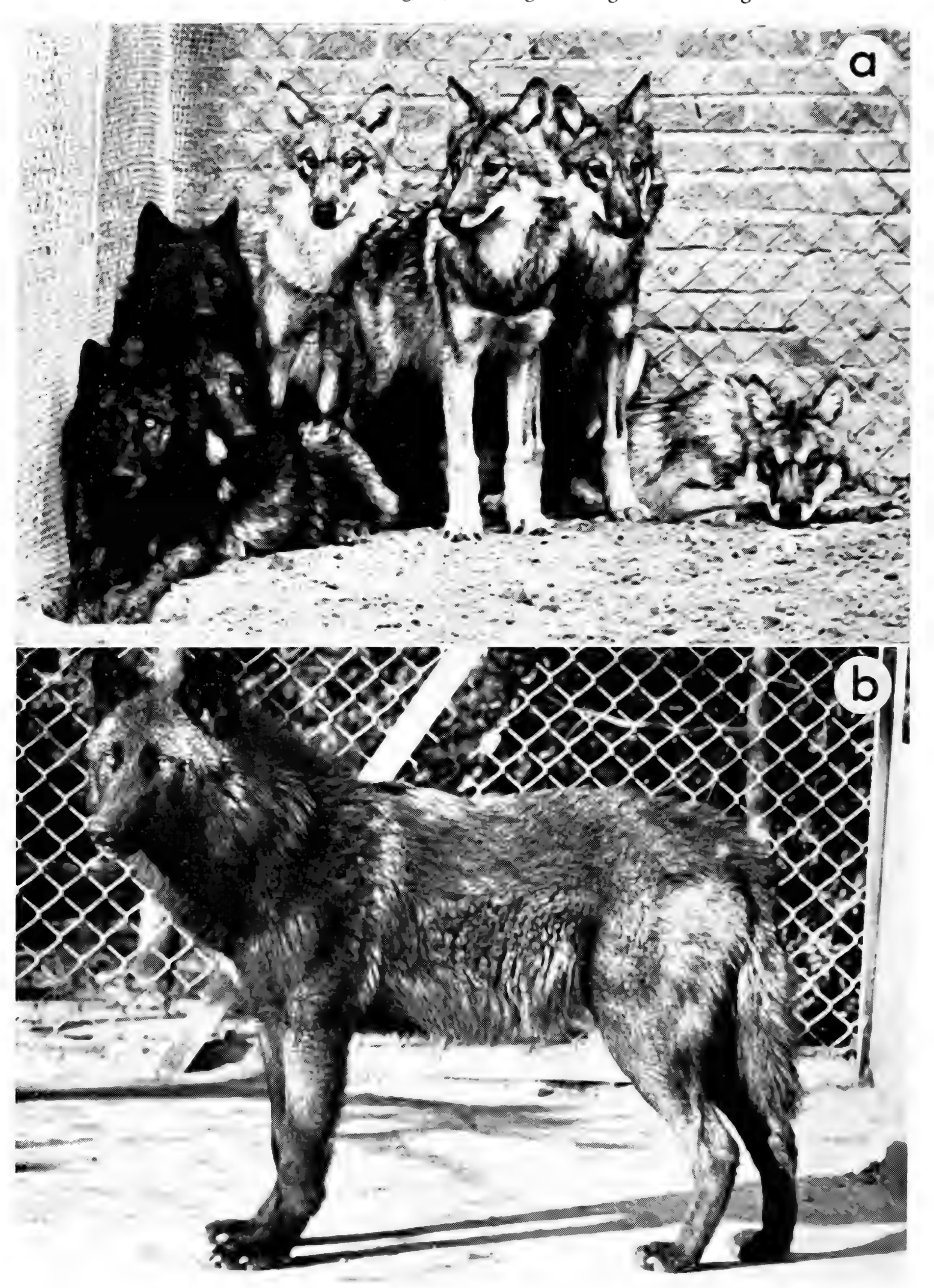


Abb. 3. a = Gruppe nordamerikanischer (links) und europäischer (rechts) Wölfe — b = nordamerikanischer Wolf

Für den Farbeindruck ist die Haarlänge und Fellzusammensetzung sowie die Farbverteilung im Haar von Bedeutung. Haarlängenmessungen an Wolfsfellen haben ergeben, daß entlang der Rückenmittellinie die längsten Haare anzutreffen sind, zu den Seiten hin werden die Haare kürzer. Ein Zentrum mit besonders langen Haaren liegt kurz vor dem Sattelfleck. Während die Haare beim Europäischen Wolf im vorderen Bereich 5—7 cm lang sind und im hinteren Bereich 4—6 cm, sind sie vor dem Sattelfleck 7—9 cm lang. Die Länge der dunklen Haarspitzen hingegen beträgt bis zur Rückenmitte durchschnittlich 1,5 cm, dann 1 cm, ist also vergleichsweise einheitlich. Die größere Haarlänge führt dazu, daß in einem umgrenzten Bezirk helle Haaranteile sichtbar werden, die den Sattelfleck bilden. Die Aufhellung am Hals und in der Schulterregion ist weniger auf unterschiedliche Haarlänge als vielmehr auf eine andere Fellzusammensetzung zurückzuführen. In der Schulterregion stellte Brunsch (1956) eine prozentuale Abnahme der Deckhaare zugunsten der Unterwolle fest. In der Halspartie hat sich die Länge der Unterwolle derjenigen der Deckhaare angeglichen. In beiden Fällen ist offenbar die Aufhellung auf ein „Durchscheinen" der helleren, weitgehend einheitlich beigefarbenen Unterwolle zurückzuführen.

Die Untersuchungen von Brunsch (1956) ergaben, daß in der Rückenlinie Zentren besonderer Haarlänge mit Zentren besonderer Hautdicke korreliert sind. Das läßt den Schluß zu, daß hier besonders kräftige Arrektormuskeln vorhanden sind, die ein Aufstellen der Haare ermöglichen. Damit sei auf die Bedeutung vieler Zeichnungselemente des Wolfes als Ausdrucksstrukturen hingewiesen. Schenkel (1947, 1967) hat sich besonders ausführlich mit dieser Frage befaßt. Auch Verhaltensuntersuchungen von Eisfeld (1966) und Zimen (1970) mit anderer Zielsetzung deuten darauf hin, daß sich der Wolf nicht nur olfaktorisch, wie überwiegend wohl angenommen wird, sondern auch bemerkenswert optisch orientiert. Ihm ist durch seine Fellzeichnung die Möglichkeit zu einem nuancierten Ausdrucksverhalten gegeben, wie es bei Haushunden nicht mehr zu beobachten ist. Dabei sei daran erinnert, daß im Hausstande die Sinnesorgane und die dazugehörigen Zentren im Gehirn starke Reduktionen erfahren. Besonders ist davon das optische System betroffen. Hunde haben anstatt des ausgeprägten optischen Ausdrucksverhaltens — einer Gebärdensprache (Herre 1975) — differenzierte Bell-Laute entwickelt, mit denen sie sich vorrangig verständigen. Auch der Schakal verwendet seine „wildfarbene" Fellzeichnung als Ausdrucksstruktur in ähnlicher Weise wie der Wolf (Wandrey 1974).

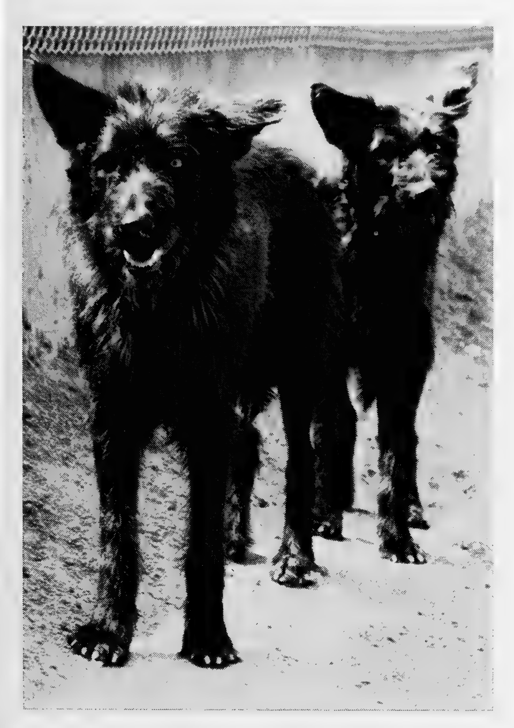


Abb. 4. Puwos 1. Nachzuchtgeneration

3. Puwos erster Nachzuchtgeneration

Die erste Puwogeneration (Abb. 4) ist im allgemeinen Habitus mehr wolfsähnlich und als Folge der Durchschlagskraft des schwarzen Pudelfarb-

gens relativ einheitlich gefärbt; schwarz dominiert. Das Fell ist außerdem langhaariger als beim Wildtier und strupphaarig. Ein einheitlicher Haarstrich wie beim Wolf ist nicht vorhanden. Die Tiere erinnern in ihrem Aussehen an die Haushundrasse Riesenschnauzer. Die Ohren sind im Vergleich zu denen des Wolfes etwas vergrößert, meist aufrecht stehend. Das Schwarz der N_1Puwos erweist sich als nicht so einheitlich wie beim Pudel, in der Rückenmittellinie sind viele anfänglich schwarz gefärbte Haare weißgrundig. Weiß ist ein zunächst verdecktes Zeichnungselement, später wird es deutlicher. Mit zunehmendem Alter zeigen sich solche Aufhellungen auch am Kopf und in der Rückenlinie besonders in der Gegend der Schulterzeichnung und des Sattelflecks; die weißen Anteile stoßen dann bis zur Felloberfläche durch. Die Färbung bzw. Zeichnung der Tiere wandelt sich also während der Ontogenese. Im Vergleich zum Wolf erlangen die gestaltenden Gene erst später eine Wirkung.

4. Puwos zweiter Nachzuchtgeneration

Die zweite Bastardgeneration zeigt Aufspaltungen, die zu einer sehr großen Variabilität der Erscheinungsformen führen, wobei wiederum auch ontogenetische Veränderungen, welche entwicklungsphysiologische Besonderheiten anzeigen, berücksichtigt werden müssen. Vier Gesichtspunkte, die das Aussehen der Puwos 2. Generation wesentlich beeinflussen, seien kurz angeführt: Habitus, Färbung, Zeichnung und Haar- bzw. Fellstruktur. 1. Nach dem Habitus lassen sich Tiere mit pudelartigem und solche mit wolfsartigem Körperbau unterscheiden. Zu den letzteren zählen auch solche Individuen, die ihrer Elterngeneration in Habitus und Farbe ähneln. 2. Nach der Färbung sind „wildfarbene" und überwiegend schwarze Individuen zu trennen. Neu treten silbrig-graue Tiere auf. Zu den „Wildfarbenen" werden, wie eingangs erwähnt, alle Tiere gerechnet, die neben schwarzen und weißen auch gelbe Fellpartien besitzen; d. h. auch Individuen mit einzelnen gelben Abzeichen auf sonst schwarzem Grund werden zu dieser Gruppe gezählt, da ihre Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten auf das Wirken von abgewandelten „Wildfarbigkeitsfaktoren" zurückgeführt werden. Immer entstehen bei Einteilungsversuchen in der Gruppe der N_2-Puwos Schwierigkeiten, Individuen durch die Färbung allein zu charakterisieren. Es muß das Phänomen der Zeichnung mit berücksichtigt werden. Andererseits werden Färbung und Zeichnung durch unterschiedliche Faktoren bewirkt, so daß diese Erscheinungen bei einer Faktorenanalyse gesondert zu betrachten sind. Unter den schwarzen Kreuzungstieren 2. Generation treten Individuen mit und ohne Zeichnungselemente auf. 3. Zeichnung zeigt sich am auffälligsten bei den „wildfarbenen" Tieren, erweist sich aber bei fast allen schwarzen, ähnlich wie in der N_1-Generation, durch Weißgrundigkeit als latent vorhanden. Nur einige silbriggraue und alle pudelartigen Individuen besitzen keinerlei Zeichnungselemente. 4. Schließlich gibt es kurz-, normal- und langstockhaarige Tiere, wollhaarige, ähnlich den Pudeln allerdings ohne echte Pudellocken, die auch einen deutlichen Fellwechsel durchmachen, und strupphaarige sowie rauh- bzw. wirrhaarige.

Die meisten der oben angeführten Merkmale können unabhängig voneinander auftreten und sind daher wechselnd miteinander kombiniert. Allerdings sind Tiere mit eindeutig pudelartigem Habitus bislang immer schwarz oder grau, niemals „wildfarben". Sie besitzen keine Zeichnungselemente und machen knapp ein Viertel der gesamten N_2-Generation aus. Vereinzelt haben kurzstockhaarige und strupphaarige Individuen Hängeohren. Die Mehrzahl der Tiere besitzt Stehohren und einen mehr wolfsartigen Körperbau.

Besonderes Augenmerk verdient die Zeichnung. Bei gut Dreivierteln der N_2-Kreuzungstiere ist sie in irgendeiner Form vorhanden. Allerdings ist sie nur bei ca. einem Viertel aller N_2-Puwos mit "Wildfarbigkeit" in ihrer mehr oder weniger ur-

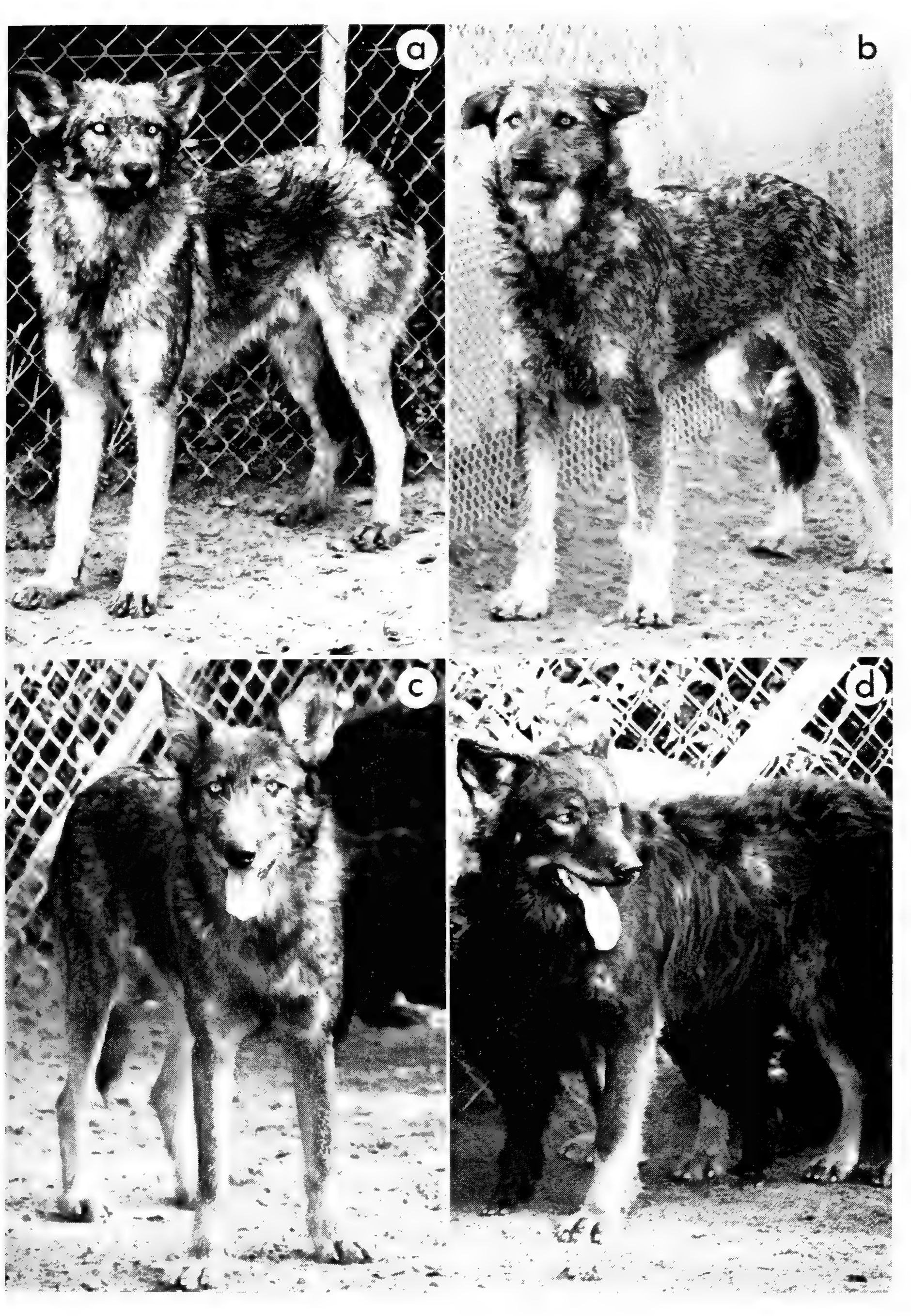


Abb. 5. „Wildfarbene" Puwos 2. Nachzuchtgeneration — a—c = hell- bis dunkel-„wildfarbene"; d = black and tan farben

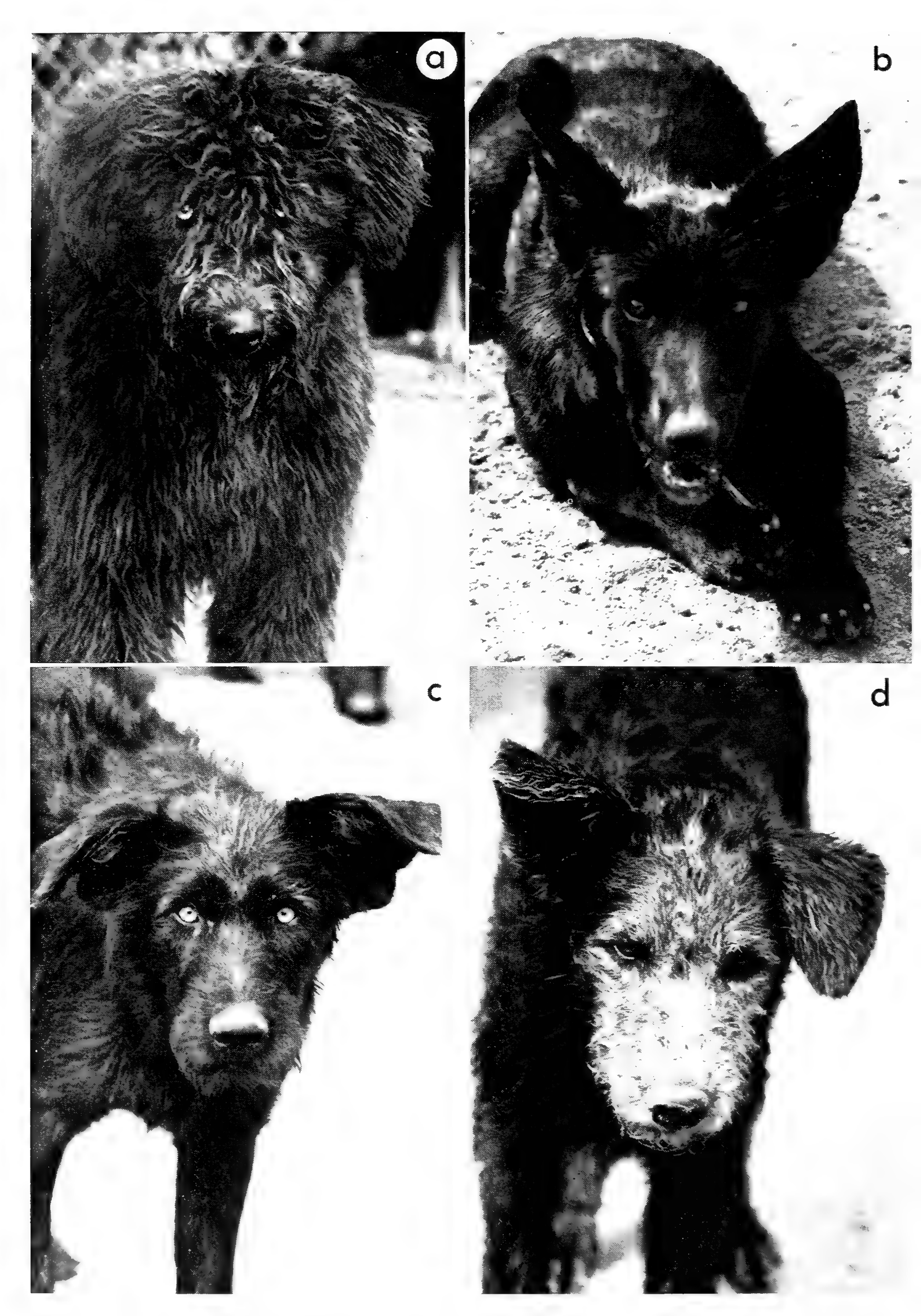


Abb. 6. Schwarze und silbrig-graue Puwos 2. Nachzuchtgeneration — a = pudelartig; b = ± wolfsartig; c = ähnlich N_1-Tieren; d = silbrig-grau

sprünglichen oder abgewandelten Form verbunden; sonst ist sie mehr oder weniger latent in der Rückenlinie, ohne gelbe Bänderung des Haares, zu erkennen. Unter den „wildfarbenen" Tieren läßt sich eine Farbreihe von „hell- bis dunkelwildfarbenen" Individuen aufstellen. Je dunkler die Tiere werden, desto deutlicher treten einzelne Zeichnungselemente hervor. Zu den „dunkelwildfarbenen" zählen auch die Tiere mit vereinzelten gelben Abzeichen auf sonst schwarz erscheinendem Grund. Hierbei wird deutlich, daß sich die Zeichnungselemente trennen lassen, d. h. sie können unabhängig voneinander auftreten. Hellere Bastarde besitzen häufig längere Haare, durch welche die Zeichnung verwaschener erscheint. Es hat sich also gezeigt, daß die für den Wolf beschriebenen Zeichnungselemente relativ vollständig oder auch einzeln in verschiedenen Kombinationen, besonders bei den „dunkelwildfarbenen" Tieren, auftreten. Es können beispielsweise bei fast schwarz erscheinenden Individuen folgende Zeichnungskombinationen auftreten: Ein rötlich-gelber Ohrrücken (die Innenseite des Ohres ist schwarz), ein kleiner gelber Wangenfleck und gelbe Zeichnungselemente an den Extremitäten; oder: rötlicher Ohrrücken, gelbe Ohrinnenseite mit heller Ohrbasis, ein kleiner gelber Wangenfleck, eine schmale hellgelbe Schnauzenumrandung, die sich zur Kehle hin verbreitert, ein schmaler gelblicher Brustfleck, seitlich am Hals je ein deutlich abgesetzter gelber Streifen, ein schattenhaft angedeuteter Sattelfleck und gelbe Zeichnungselemente an den Extremitäten; schließlich noch ein Beispiel mit wenigen Zeichnungselementen: Gelbe Ohrrücken (das Ohrinnere ist wiederum schwarz), eine schmale gelbe Augenumrandung, beiderseits leicht gelb aufgehellte Halsstreifen und gelb gezeichnete Extremitäten.

Ein Sonderfall unter den „dunkelwildfarbenen" Tieren, auf den hin auch verschiedene Hunderassen speziell gezüchtet werden, stellt eine Zeichnung dar, welche in der Hundezucht als Black-and-tan-Zeichnung beschrieben wird. Sie ist charakterisiert durch schwarzen Fellgrund mit gelben Abzeichen über den Augen, an der Schnauze, den Wangen, der Brust, den Läufen und in der Analregion. Diese Zeichnung ist zum Beispiel typisch für Rottweiler, dunkle Schäferhunde, manche Dackel und den Dobermann. Ausgeprägte Black-and-tan-Zeichnung, auch Schwarzlohzeichnung genannt, tritt bei unseren Bastarden nur vereinzelt auf, bisher nicht bei kurzhaarigen Individuen. Im Unterschied zu entsprechenden von mir untersuchten Haushunden besitzen die Kreuzungstiere in der Rückenlinie weißgrundige schwarze Haare, was allerdings oberflächlich nicht sichtbar wird. Außerdem ist zu beobachten, daß in der Jugend typisch black-and-tan-gezeichnete Individuen im Adultzustand „wildfarben" werden können.

Selbst bei rein schwarz erscheinenden Tieren lassen sich bisweilen typische Zeichnungsregionen in der Rückenlinie und beim Schulterkreuz schattenhaft ahnen. Zwei Gründe seien für diese Erscheinung angeführt: Besondere Haarstruktur und Länge der Deckhaare und veränderte Fellzusammensetzung, bei der die hellere, anthrazit- bis schmutzig beigefarbene Unterwolle durchscheint. In der Region des Sattelflecks können sogar schwarz-weiß gebänderte Haare eine Zeichnung verursachen. Eine bei den schwarzen Tieren relativ häufige Erscheinung ist ein kleiner weißer Brustfleck, welcher auch bei vielen schwarzen Hunderassen vorkommt. Einen kleinen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen der 2. Puwo-Generation sollen die Abbildungen 5 („wildfarbene" Tiere) und 6 (schwarze und silbrig-graue Tiere) ermöglichen. Ferner sei auf die von Herre (1964, 1966, 1971 b) veröffentlichten Bilder verwiesen.

Theoretische Erwägungen

Besonders deutlich bringt Kohts (1947) die Vorstellung zum Ausdruck, daß die Farbvariabilität bei Wölfen auf Einkreuzungen von Haushunden zurückzuführen

sei. Angesichts der Tatsache, daß wohl alle Säugetierarten (auch solche, aus welchen keine Haustiere hervorgegangen sind) eine Variabilität in der Färbung aufweisen und inzwischen viele weitere erblich gesteuerte Unterschiede zwischen Wolf und Haushund bekannt geworden sind, erscheint diese Vorstellung sehr fragwürdig. Sie lenkt zudem von wichtigen Einsichten zum Verständnis der Haushunde ab. Seit langem wird eine endgültige Klärung der Vererbung der Farberscheinungen bei Caniden — im wesentlichen bei Haushunden — erstrebt. Dabei wird meist der Versuch unternommen, diese Erbgänge in ein bei Rodentia und Lagomorpha für die Wirkung von Fellfarbgenen erstelltes Schema einzuordnen. Der Erfolg ist gering geblieben. Zwar lassen sich bei oberflächlicher Betrachtung der Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten der Hunde ähnliche Merkmale ausfindig machen wie bei Mäusen oder Kaninchen. Aber über die Erbgänge dieser Merkmale ist wenig Genaues bekannt. Es sei hier daran erinnert, daß einundasselbe Individuum im Laufe seiner postnatalen Entwicklung zwei bis drei unterschiedliche Phaenotypen zeigen kann (z. B. schwarz — black-and-tan — „wildfarben). Bei der Fülle der Faktoren, die offensichtlich bei der Farbvererbung eine Rolle spielen, erscheint es vorerst wenig angebracht, die Gültigkeit des Schemas für die Farbvererbung der Nagetiere auch für Caniden nachweisen zu wollen, zumal diese nicht — wie etwa Mäuse oder Kaninchen — in genügend großer Zahl ohne erheblichen Aufwand gezüchtet werden können. Selbst die Auswertung der Zuchtbücher rassereiner Haushunde führt nicht zu sicheren Ergebnissen. Solche Zuchtbücher werden nicht einheitlich geführt, und häufig bleiben genetisch interessante Tiere unerwähnt, weil sie Abweichungen von den Zuchtzielen der entsprechenden Rasse darstellen, was bei Züchtern unerwünscht ist. Unter anderen haben sich WRIGHT (1917, 1918), HALDANE (1927) und BURNS (1952) um eine Faktorenanalyse der Färbung bei Haushunden bemüht, ebenso LITTLE (1971).

SEARLE (1968) hat eine umfangreiche vergleichende Zusammenfassung der Farbvererbung vorgelegt und auch eine Homologisierung von Farbgenen bei verschiedenen Säugerordnungen versucht. Bei einer mehr oder weniger bedingungslosen Bereitschaft, ein Vererbungsschema, das für eine Säugergruppe herausgearbeitet werden konnte, auf eine systematisch fernstehende andere zu übertragen, werden schließlich auch die entsprechenden Gene homologisiert. Damit wird ein in der Morphologie wohlumschriebener Begriff oft mißbraucht. KOSSWIG[2] vertritt zu dieser Fragestellung im Laufe der Jahre sich verändernde Meinungen. Auch er war von den fraglos faszinierenden Parallelerscheinungen in der Farbvererbung beeindruckt und nimmt „homologe" Hauptgene an (1961). Er legitimiert das, indem er sagt: „Homologe Organe (selbst bei gleicher Beschaffenheit) brauchen nicht auf gleichen Genen zu beruhen. Das, was wir homologe Gene nennen, braucht nicht in seinem Aufbau identisch zu sein, sondern lediglich von gleicher Wirkung auf unverändert weiterlaufende morphogenetische Prozesse." Es werden also im Grunde homodyname Prozesse in den Mittelpunkt gestellt. Da — wie KOSSWIG (1963) besonders eindringlich gezeigt hat — auch mit Substititionsgenen und Transfer der Genfunktionen gerechnet werden muß, können Bedenken gegen die Homologisierung der Farbgene erhoben werden. Daher sind die späteren Darlegungen von KOSSWIG (1969) zu bevorzugen, in denen er zu den Ausführungen von SEARLE (1968) feststellt: „Homologie ist primär ein in der Morphologie gebrauchter und dort wohldefinierter Begriff. Homologe Organe oder andere Strukturen brauchen keinesfalls von identischer Ausprägung zu sein. Das Verblüffende an den ‚homologen Genen' ist gerade ihre sich gleichende Manifestation bei nicht näher verwandten Arten." Speziell auf den

[2] Herrn Professor Dr. Drs. h. c. C. KOSSWIG danke ich für kritische Gespräche, die dieser Arbeit sehr förderlich waren.

Haushund bezogen deutet KOSSWIG die Schwierigkeit der Homologisierbarkeit von Farbgenen in einem Beispiel an: „Problematisch wird die Situation beim Haushund, bei dem neben Umkehrungen in den Dominanzverhältnissen innerhalb einer Allelserie auch die Zuordnung des dominanten bzw. epistatischen Schwarz zur A- bzw. E-Serie offenbleiben muß. Wäre es nicht vorzuziehen, durch Eingeständnis unserer mangelhaften Kenntnisse weitere Forschung anzuregen als unklare Fälle in ein problematisch gewordenes Schema pressen zu wollen?" Dies ist auch im Hinblick auf die mannigfaltigen Farbbesonderheiten der Pudel-Wolf-Bastarde zu fordern. Dies Material ließe sich nur in ein sehr unzureichend passendes Schema zwängen; wesentliche Besonderheiten, die bei einer unvoreingenommenen Beobachtung zu erkennen sind, würden dadurch beiseite geschoben. Ferner ist zu bedenken, daß der Erbgang der Färbungsbesonderheiten vorwiegend an Haustieren, besonders an kleinen Labortieren, untersucht wurde, ohne dabei die dazugehörenden Wildformen gebührend zu berücksichtigen. Dies führt leicht zu falschen Perspektiven in der Beurteilung von Kreuzungstieren zwischen Wild- und Hausform (s. u.).

Das Kieler Puwo-Material darf als einmalig bezeichnet werden. Es waren fast 20 Jahre notwendig, um es zu gewinnen. Es ist anzustreben, daß vom gleichen Elternpaar möglichst viel Nachzucht gewonnen wird, und zu bedenken, daß Wölfinnen nur einmal im Jahr werfen. Unsere Puwo-♀♀ zogen bisweilen zwar zwei Würfe pro Jahr auf, aber entweder war die Jungenzahl, die pro Wurf aufgezogen wurde, dann relativ gering (1—3), oder aber es entstanden später sehr viel größere Abstände zwischen den Würfen. So kann man im Prinzip sagen, daß von Wölfinnen und Puwo-♀♀ durchschnittlich pro Jahr 5—6 Jungtiere aufgezogen wurden.

Die 100 Tiere 2. Nachzuchtgeneration weisen eine solche Fülle von Farbbesonderheiten auf (ganz abgesehen von entwicklungsphysiologisch interessanten ontogenetischen Veränderungen), daß einzusehen ist, daß eine detaillierte Faktorenanalyse noch unmöglich ist. Dazu wäre ein noch erheblich größeres Zahlenmaterial notwendig und wünschenswert. Zu bedenken ist, daß schon bei einer Zweifaktorenanalyse im theoretischen Idealfall, der in der Praxis der Wolf/Hundezucht kaum realisiert werden kann, 16 Individuen nötig sind, um die Zahlenverhältnisse des 3. Mendelgesetzes von monogenen Neukombinationen der Gene zu erfüllen. Bei einer Fünffaktorenanalyse sind es bereits 1024 Individuen, bzw. 4^5 Gametenkombinationen, das entspricht 243 Genotypen oder 32 Phaenotypen. Dabei ist es nicht schwer, fünf Allelserien ausfindig zu machen, die bei der Entstehung von Färbung und Zeichnung mitwirken; sicher sind es eine Reihe mehr. Bereits KOSSWIG (1963) hat die Meinung geäußert, daß monogen gesteuerte Merkmalsgestaltung ohnedies fast nur bei Haustieren vorkommen dürfte. Nur in seltenen Fällen können partikuläre Erbeinheiten ein Merkmal allein steuern. Es sei an die schwarze Farbe der Pudel erinnert, die monogenen Erbgang zeigt.

Historisch gesehen war es bedeutsam, daß von Merkmalen aus auf Erbanlagen durch die Einführung von Symbolen geschlossen wurde. Inzwischen ist gesichert, daß Erbanlagen Wirkeinheiten sind, über deren Bau und Funktion einige Vorstellungen entwickelt werden konnten. Für das Verständnis von Erberscheinungen ist es heute notwendig, nicht nur aufgrund von Merkmalen Symbole von Erbanlagen zu ermitteln, sondern auch entwicklungsphysiologischen Gesichtspunkten Rechnung zu tragen, zumal das Schema „ein Gen — ein Merkmal" inzwischen nur noch modellmäßige Bedeutung hat. Dies lehrt auch unser Material. „Viele Forscher übersahen, daß Erbeinheiten partikulär sind, daß Merkmalsgestaltung aber ein ganzheitliches Geschehen ist" (HERRE 1974). Ähnlich urteilen auch BRESCH und HAUSMANN (1970), wenn sie schreiben: „Die Bezeichnung eines bestimmten Allels als dominant ist in gewissem Maße willkürlich und von der Gründlichkeit der Merkmalsuntersuchung abhängig. Trotzdem ist es praktisch, mit diesem Begriff zu operieren, wobei man

sich klar darüber sein muß, daß ein Allelpaar dann als dominant/rezessiv bezeichnet wird, wenn auf den ersten Blick hin die Wirkung des einen Allels durch die des anderen überdeckt wird." Was hier für Dominanz eines Allels eines bestimmten Gens gesagt wird, dürfte entsprechend auch für Epistasie eines Gens über ein anderes gelten.

Unter den genannten Vorbehalten ergibt eine vorläufige sehr grobe Zweifaktorenanalyse für Färbung und Zeichnung bei unseren Pudelwölfen folgendes Bild: In der N_1-Generation scheinen auf den ersten Blick intermediäre Verhältnisse vorzuliegen; es treten Tiere mit recht einheitlichem Äußeren auf, vom Habitus her mehr wolfsähnlich, die schwarze Fellfarbe anscheinend vom Pudel ererbt; die Fell- bzw. Haarstruktur stellt eine deutliche Mischform dar. Doch es handelt sich kaum um einfache Allelenverhältnisse; richtiger ist es wohl, von einer „Art intermediärer Kooperation von Allelen verschiedener Gene" (Bresch und Hausmann 1970) zu sprechen. Im folgenden seien zwei auffällige Merkmale, Färbung und Zeichnung, herausgegriffen. Wie erwähnt besitzen die schwarzen Pudelwölfe erster Generation besonders in der Rückenregion weißgrundige Haare, d. h. ein Zeichnungselement. Es werden zwei Faktorenpaare angenommen, die in unserem Kreuzungsexperiment an der Fellfärbung und Zeichnung wesentlich beteiligt sind: 1. Ein Faktor für Schwarz, der dominant ist über „Wildfarbe", 2. ein Zeichnungsfaktor, der dominant über das Fehlen von Zeichnung wirkt. Das Schwarz wirkt epistatisch, so daß dadurch das Vorhandensein von Zeichnung mehr oder weniger überdeckt wird. Dies läßt sich in einem Schema zusammenfassen:

ep. Schwarz > „Wildfarbe"
V Zeichnung > Fehlen von Zeichnung

Wegen der fraglichen Homologisierbarkeit und, da die beiden Faktorenpaare nicht einfache Merkmale, sondern Merkmalskomplexe darstellen, benenne ich sie nicht mit den allgemein gebräuchlichen Symbolen für Fellfarbgene, sondern schreibe im folgenden für:

Schwarz = S^{ep}, „Wildfarbe" bzw. Vorhandensein von Pigment = S
Zeichnung = Z, Fehlen von Zeichnung = z.
Für die Wölfin wäre SSZZ anzunehmen, für den Pudel $S^{ep}S^{ep}zz$.
Die N_1-Generation hätte dann die Formel $S^{ep}SZz$. Die N_2-Generation würde sich wie folgt aufspalten:

	$S^{ep}Z$	$S^{ep}z$	SZ	Sz
$S^{ep}Z$	$S^{ep}S^{ep}ZZ$	$S^{ep}S^{ep}Zz$	$S^{ep}S$ ZZ	$S^{ep}S$ Zz
$S^{ep}z$	$S^{ep}S^{ep}Zz$	$S^{ep}S^{ep}zz$	$S^{ep}S$ Zz	$S^{ep}S$ zz
SZ	$S^{ep}S$ ZZ	$S^{ep}S$ Zz	S S ZZ	S S Zz
Sz	$S^{ep}S$ Zz	$S^{ep}S$ zz	S S Zz	S S zz

Es ergibt sich ein Verhältnis von 9 schwarzen Tieren mit mehr oder weniger verdeckter Zeichnung, 3 schwarzen Tieren ohne Zeichnung, 3 „wildfarbenen" und einem „SSzz-Tier", dessen Phaenotyp einer Interpretation bedarf.

Werden die tatsächlich vorhandenen Spaltzahlen unserer 100 N_2-Tiere betrachtet, so finden sich: 58 schwarze Individuen mit Zeichnung, 15 schwarze ohne Zeichnung, 19 „wildfarbene" und 8 graue. Bei 112 Tieren wäre zu erwarten gewesen: 63 : 21 : 21 : 7. Immerhin ist es denkbar, daß die grauen Kreuzungstiere auf diese

neue Genkombination „Wildfarbe ohne Zeichnung" zurückzuführen sind. Es ist selbstverständlich, daß dies eine grobe Vereinfachung darstellt. Außer acht gelassen sind Allele, Modifikatorgene und vieles andere. Es sei noch einmal ausdrücklich darauf verwiesen, daß bei der Beschreibung der N_2-Puwos zwar des öfteren von pudelartigen und wolfsartigen Tieren die Rede war. Es trat aber nicht ein echter „Pudel" und schon gar nicht ein echter „Wolf" auf; was darauf hinweist, daß die Erbgänge bei diesen Kreuzungen sehr komplex und von vielen Faktoren abhängig sind.

Zwar ist das Operieren mit Zahlen und das Feststellen von Gesetzmäßigkeiten bestechend. Man sollte aber darüber die Frage nach der Entstehung gewisser Phaenomene, nach funktionellen Zusammenhängen zwischen Auslöser und Merkmal nicht außer acht lassen. Mit Recht erinnert Herre (1974) an die offenbar vielfach in Vergessenheit geratene Forderung Haeckers (1918) nach einer Phaenogenetik, einer entwicklungsphysiologischen Eigenschaftsanalyse im Sinne von Kühn (1965), die sich mit dem Wirken von Erbanlagen befaßt. Es zeigt sich dabei, daß das Zustandekommen von morphologischen Strukturen im allgemeinen durch das Zusammenwirken vieler Gene bedingt ist, deren Mischungsverhältnis sich verschieben kann, so daß neue Rekombinationen zustande kommen. Dabei werden auch neue mutationsbedingte Merkmale – Mutate im Sinne von Heilbronn und Kosswig (1961) – bewirkt und aktuelle Mutationen vorgetäuscht, obgleich die mutative Wandlung eines einzelnen Gens lange zurückliegen kann, ohne sich auf die Merkmalsgestaltung ausgewirkt zu haben, solange sie heterozygot war. Viele Gene können die Partner wechseln, sie haben nicht nur einen Partner, sondern ganze Allelenserien. Durch Rekombinationsvorgänge erlangen solche rezessiven Allele eines Locus merkmalsgestaltende Kraft (Savage 1971). Dazu ist Epistasie unter verschiedenen Genen verschiedener Chromosomen zu berücksichtigen.

Unter Vorbehalt sei eine Reihe von Faktoren, die an dem Zustandekommen von Färbung und Zeichnung bei Wölfen beteiligt sein können, kurz besprochen. Dabei muß vorerst offenbleiben, ob diese Faktoren jeweils einem einzelnen Gen oder einem Genkomplex gleichzusetzen sind. Meist wird wohl das Letztere der Fall sein, zumindest solange es sich um Merkmale bei Wildtieren handelt. Daher sei wiederum auf die Verwendung der üblichen Symbole für Farbgene verzichtet und einer einfachen Beschreibung der Vorzug gegeben.

1. Zunächst ist ein Faktor anzunehmen, der überhaupt Pigmentierung zuläßt. Andernfalls hätten wir es mit einem Albino zu tun.
2. Ferner ist ein Faktor vorauszusetzen, der die Bildung dunklen + gelben oder als Alternative nur dunklen Melanins ermöglicht.
3. Ein weiterer Faktor wirkt auf die vorgenannten und verursacht rhythmische Bänderung der Haare, d. h. Zeichnung. Wir können ihn als Wildfarbigkeitsfaktor bezeichnen.
4. Schließlich ist noch ein Faktor anzunehmen, der Pigmentverdünnung hervorruft. Er dürfte modifizierend bei den grauen Tieren mitwirken.

Im Falle 3 und 4 ist mit Sicherheit anzunehmen, daß hier jeweils mehrere Gene im Spiel sind, man bedenke nur die große Variabilität der auftretenden Zeichnungselemente.

Neben den Faktoren, die sich in irgendeiner Weise auf die Pigmentierung auswirken, muß auch eine Reihe von Genen angenommen werden, welche die Haarstruktur und vor allem die Fellzusammensetzung beeinflussen. Denn auch diese Komponenten sind für die Zeichnungselemente im Gesamtfell von Bedeutung. Es muß das Verhältnis von Deckhaar zu Unterwolle genetisch gesteuert werden, ebenso das Längen- und Dickenwachstum der Haare.

Eine besondere Problematik entsteht durch die Lockenbildung der Pudel. Sie ist bei Haushunden in dieser Form einmalig, wird aber für fast alle domestizierten

Säugetiere beschrieben. Besonders ausführlich bearbeitet wurde die Lockenbildung des Karakulschafes, das wohl die ausgeprägtesten Locken überhaupt besitzt (HERRE und LANGLET 1936; HERRE und RABES 1937; HORNITSCHEK 1938; MERGLER 1941 u. a.). Speziell mit der Lockenbildung beim Pudel befaßt sich MIESSNER (1964). Sie konnte zeigen, daß sich bei der Lockenbildung nicht nur das Einzelhaar ändert, sondern daß zudem die Haaranordnung, die Follikelform und Ausrichtung sowie stellenweise auch die Haut wesentliche Umwandlungen zeigt. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Lockenbildung polygen gesteuert wird. So ist es auch verständlich, daß in unserer zweiten Puwo-Generation nicht ein Tier mit echter Lockenbildung auftrat. Bemerkenswerterweise zeigen sogar Rückkreuzungstiere zwischen einem Pudelweibchen und einem N_1-Rüden keine eindeutige Lockenbildung, nur stärker gewelltes Haar als die N_2-Individuen.

Die Wirkweise von Allelen verschiedener Farbgenloci der Maus haben BILLINGHAM und SILVERS (1960) und SILVERS (1958a u. b, 1961) mit Hilfe von Hauttransplantationen untersucht. Wenn auch, wie erwähnt, nicht von homologen Genen ausgegangen werden sollte, so erlauben diese Experimente Analogieschlüsse bei der Betrachtung entsprechender Gene, die Färbung, Zeichnung, Farbintensität und dergleichen bewirken. Die Autoren kommen u. a. zu folgenden Ergebnissen: Gene des B-Locus bewirken innerhalb der Melanozyten die Bildung schwarzen oder braunen Pigmentes. Wie die Gene des A-Locus beeinflussen sie die Polymerisation des Melanins. Die Gene des A-Locus verursachen Agoutibänderung und sind vergleichbar unserem „Wildfarbigkeitsfaktor". Sie wirken primär auf den Haarfollikel, dieser wiederum veranlaßt die Melanozyten, Eu- oder Phaeomelanin zu bilden bzw. bei der Agoutizeichnung nacheinander aber in derselben Melanozyte beide Pigmenttypen. Auch die Lage des Follikels spielt eine Rolle. In der Rückenregion werden gebänderte Haare, nach ventral zu gelbe oder helle Haare gebildet.

Die folgenden Allele am C- und D-Locus sind Verdünnungsfaktoren, die sich nur in homozygotem Zustand auswirken, da sie rezessiv sind. Das Gen C wirkt ebenfalls innerhalb der Melanozyten, indem es die Enzymsynthese kontrolliert, die wiederum für die endgültige Bildung der Pigmentgranula von Bedeutung ist. Der Verdünnungsfaktor d beeinflußt die Gestalt der Melanozyte, indem er schon auf den Melanoblasten wirkt, der sehr weich strukturiert ist und daher weniger und kleinere Dendriten in das umliegende Gewebe entsenden kann, was sich bei der Pigmentbildung bemerkbar macht.

Bei schwarzen Wölfen und einigen unserer N_2-Tiere tritt bisweilen ein mehr oder weniger großer weißer Fleck an der Brust auf. Für die Erklärung seiner Entstehung erscheinen mir Untersuchungen aus der DANNEEL-Schule (WENDT-WAGNER 1961; DANNEEL und SCHUMANN 1961, 1963) an der Haubenratte und der Bleßmaus von Interesse. Sie konnten nachweisen, daß die weiße Scheckung durch eine genetisch bedingte Verzögerung der Melanoblastenwanderung zustande kommt. Die Melanoblasten sind bekanntlich Abkömmlinge der Neuralleiste (HÖRSTADIUS 1950; STARCK 1952, 1964) und müssen von dort an ihren definitiven Wirkungsort wandern. Bei Verzögerung erreichen sie ihn erst, wenn sich dort die Haut so weit differenziert hat, daß sie für sie unpassierbar geworden ist. Diese Stellen bleiben weiß. Es sind dort auch im Unterschied zu Albinohaaren keinerlei Melanozyten nachweisbar.

Alle genannten Untersuchungen über die Wirkweise von Erbanlagen können natürlich nur Detailfragen klären. Damit ist aber über die regionale Musterbildung noch nichts gesagt. Hier können Überlegungen, wie sie bereits HAECKER (1918) zum Ausdruck brachte, vielleicht weiterhelfen. Als Beispiel sei seine „Hautwachstumshypothese" angeführt: Nach ihr erfolgt ein zeitweiliges polyzentrisches Wachstum der Haut. Jedes der Zentren besitzt einen Wachstumskern und einen Wachstumsrand. Im Kern mit der intensiveren Teilungsenergie liegt jeweils die stärkere Pigment-

produktion, d. h. dort sammeln sich mehr Melanoblasten, die sich zu Melanozyten entwickeln. So entstehen Flecken und Streifen beispielsweise. Dunkle Rückenzeichnung wie etwa den Aalstrich führt HAECKER auf eine mediane Hauptwachstumslinie zurück. Es wäre allerdings auch denkbar, daß die Entfernung von der Neuralleiste zur Rückenmittellinie für die Melanoblasten am geringsten ist und sie daher dort bevorzugt anzutreffen sind.

Unsere Darstellung über Zeichnung und Färbung bei Wölfen und Puwos soll und kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Es konnte lediglich ein Eindruck von der Komplexität der Phaenomene vermittelt werden, ferner sollten Denkmöglichkeiten über ihre Entstehung vorgestellt werden.

Ein grundsätzlicher Sachverhalt, der sich aus unserem Kreuzungsexperiment ergibt, sei abschließend noch angeführt. ILJIN (1941) kam bei seinen Versuchen zu dem Schluß, alle bunten Zeichnungselemente von Wolf/Haushundbastarden stammten aus dem Erbgut des verwendeten Mischlinghundes. Auch heute gibt es merkwürdigerweise noch vielfach die Ansicht, daß bei Wolf-Hunde-Kreuzungen die Zeichnungselemente vom Hund ererbt würden. Daß der Wolf selbst eine sehr ausgeprägte Zeichnung besitzt, scheint bisherigen Betrachtern noch nicht aufgefallen zu sein. Vor dem genetischen Hintergrund des in unserem Falle trotz dominanten Erbganges reinerbig schwarzen Pudels (belegt durch die Zuchtbücher, ferner durch eine langjährige Zucht einer Inzuchtlinie über mehrere Generationen) ohne jegliche Zeichnung erweist sich aber deutlich die Herkunft der bunten Elemente aus dem Erbgut des Wolfes. Geht man zudem davon aus, daß der Wolf Ahnherr aller Haushunde ist, erstaunt es um so mehr, daß er in Fragen der Farbvererbung gleichsam ignoriert wird. Dabei sollte viel eher umgekehrt für das Verständnis vieler Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten irgendwelcher Hunderassen von der ursprünglichen „Wildfarbe" des Wolfes ausgegangen werden, wie dies in vorbildlicher Weise RÄBER (1971) in seinem Buch „Die Schweizer Hunderassen" getan hat. Freilich gibt es inzwischen Rassen (z. B. Dalmatiner), die domestikationsbedingt derart abgewandelte Zeichnung oder Scheckung besitzen, daß es schwierig wird, hier noch einen Zusammenhang zur Wolfsfärbung zu sehen. Hier dürfte es sich um neue Mutationen handeln.

Noch eine andere Einsicht läßt sich aus den Puwo-Kreuzungen gewinnen. Die typische Wolfsfärbung und Zeichnung, wie sie allgemein bekannt ist, entsteht durch das wohlkoordinierte Zusammenspiel sehr vieler Gene. „Man könnte die Frage aufwerfen, ob der ‚normale' Charakter der sogenannten Wildform nicht überhaupt das Ergebnis des Zusammenspiels letztlich aller Gene des betreffenden Genotyps ist und die von uns studierten Allele nicht nur Fehler in der genetischen Information darstellen, die zur Blockierung eines morphogenetischen Systems jeweils an einem bestimmten Punkt der Reaktionskette führen. Der Nachweis der Beteiligung zumeist sehr vieler Gene am Aufbau der Merkmale der Wildform würde zu dieser Vorstellung passen (KOSSWIG 1960). Der Pudel hingegen ist, zumindest was seine schwarze Farbe betrifft, ein Beispiel dafür, daß im Zuge der Domestikation monogene Erbgänge auftreten (KOSSWIG 1963). Dies legt den Gedanken nahe, daß im Hausstand anstelle des komplexen Erbgutes der Wildform eine gewisse Vereinfachung bei einzelnen Merkmalen tritt. Die Mannigfaltigkeit der Puwos der 2. Nachzuchtgeneration, bei denen demnach Komplexität und Einfachheit des Erbgutes in unterschiedlichsten Mischungen aufeinanderstoßen, lehrt, daß sich etwa in der „Alleinherrschaft" des epistatischen Schwarz des Pudels manche „abgesprengten" Erbeinheiten partikulär durchsetzen können, die Zeichnungselemente im Gesicht, der Halsregion, des Sattelflecks, der Extremitäten u. a. beispielsweise bewirken. Das heißt, fast alle Zeichnungselemente des Wolfes können einzeln oder in beliebiger Zusammenstellung mosaikartig vererbt werden.

Zusammenfassung

Zeichnung und Färbung bei Großpudeln, Wölfen und Kreuzungstieren zwischen Pudel und Wolf in 1. und 2. Nachzuchtgeneration werden beschrieben. Im Erbgut des Pudels fehlen Faktoren, die Zeichnungselemente hervorrufen.

Aus den Untersuchungen an Fellen besonders der 2. Puwo-Generation wird folgendes deutlich:

1. Färbung, Zeichnung und andere Fellbesonderheiten sind vorwiegend polygen bedingt und können mosaikartig vererbt werden. Dies macht eine detaillierte quantitative Faktorenanalyse nahezu unmöglich.
2. Es erweist sich als sinnvoll, sich stärker mit Sachverhalten zu befassen, welche von dem Wirken von Erbanlagen zeugen.
3. Durch die Verwendung des einfarbig tiefschwarzen Pudels für dieses Kreuzungsexperiment läßt sich die Herkunft der bunten Zeichnungselemente aus dem Erbgut des Wolfes eindeutig nachweisen. Es erscheint damit auch sinnvoll, Färbungs- und Zeichnungsbesonderheiten bestimmter Hunderassen von der ursprünglichen Wildfarbe des Wolfes herzuleiten, der ja Ausgangsform sämtlicher Haushunde ist.

Summary

Fur marks and coat colour in wolves and in the poodle-wolf-bastards raised in Kiel

Fur marks and coat colour of poodles, wolves and cross-breedings of these two animals in 1. and 2. generation are described. The poodles' hereditary factors lack genes creating the different fur marks which can be seen e. g. in wolves.

From investigations on the coats of especially the 2. Puwo-(poodle-wolf)bastard-generation the following is evident:

1. The fur marks, coat colour, and other specialities of the fur mostly depend on polygeny and can be inherited mosaic like. This leeds to the impossibility of a more detailed quantitative gene factor analysis.
2. It turnes out to be significant to deal more intensively with the facts which show the effect of the genes.
3. By using the monochrome deep-black poodle for this cross-breeding experiment, it can be proved clearly that the coloured fur marks come from the hereditary factors of the wolf. Therefore it also seems significant to derive the specialities of fur marks and coat coloration in some dogs races from the original wild colour of the wolf, which is, as we know, the ancestor of all dogs races.

Literatur

Beer, G. de (1958): Embryos and Ancestors. Oxford University Press.

Billingham, R. E.; Silvers, W. K. (1960): The melanocytes of mammals. Quart. Rev. Biol. **35**, 1—40.

Blakeslee, L. H.; Hudson, R. S.; Hunt, H. R. (1943): Curly coat of horses. J. Hered. **34**, 115—118.

Brainard, M. M. (1942): Wolf-Collie hybrids. Field **180**, 77.

Bresch, C.; Hausmann, R. (1970): Klassische und molekulare Genetik. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

Brunsch, A. (1956): Vergleichende Untersuchungen am Haarkleid von Wildcaniden und Haushunden. Z. Tierzüchtg. u. Züchtgsbiol. **67**, 205—240.

Burns, M. (1952): The Genetics of the Dog. Slough Bucks: Commonwealth Agricultural Bureaux Farnham Royal.

Castle, W. E. (1940): Mammalian Genetics. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press.

— (1942): Dog crosses and human crosses. J. Hered. **33**, 249—252.

Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkweise des Agoutifaktors. Z. indukt. Abstamm.- und Vererb.-lehre **85**, 137—162.

Comben, N. (1951): Growth of the hair of the dog. The British veterinary J. **107**, 231—235.

Danneel, R. (1949): Haarmuster und Fellzeichnung des Wildkaninchens. Zool. Anz. **13**, 36—41.

— (1968): Die Entstehung der Farbmuster bei Säugetieren. Natw. Rundschau **21**, 420—424.

Danneel, R.; Schumann, H. (1961): Über die Entstehung und Vererbung der Blässe bei Mäusen. Z. Vererb. **92**, 69—73.

— (1963): Die Entstehung des Farbmusters beim Lakenfelder Huhn. Roux' Archiv Entw. Mech. **154**, 405—416.

Darwin, Ch. (1868): Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. London.
Dunn, L. C. (1937): Caracul, a dominant mutation. J. Hered. **28**, 334.
Eisfeld, D. (1966): Verhaltensbeobachtungen an einigen Wildcaniden. Z. wiss. Zool. **174**, 227—289.
Englert, H. K. (1938): Über die Vererbung der Haarfarben beim Hund. Z. Hundeforsch. **9**, 1—38.
Fiennes, R.; Fiennes, A. (1968): The Natural History of the Dog. London: Weidenfeld and Nicolson.
Fitzpatric, T. B.; Brunnet, B.; Kukita, A. (1958): The nature of hair pigment. In: The Biology of Hair Growth (ed. W. Montagna and R. A. Ellis) 255—303, New York: Acad. Press Inc.
Gair, R. (1928): Die Wuchsformen des Haarkleides bei Haustieren nach Untersuchungen beim Hunde. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **11**, 57—88.
Gray, A. P. (1954): Mammalian Hybrids. Farnham Royal: Commonwealth Agricultural Bureaux.
Haldane, J. B. S. (1927): The comparative genetics of colour in rodents and carnivora. Biol. Rev. and Biol. Proc. Cambridge Phil. Soc. **2**, 199—212.
Haltenorth, Th. (1958): Rassehunde — Wildhunde. Heidelberg: Winter.
Heilbronn, A.; Kosswig, C. (1961): Principia genetica. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.
Heptner, V. G.; Naumov, N. P. (1974): Die Säugetiere der Sowjetunion. Jena: VEB G. Fischer.
Herre, W. (1964): Demonstration im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde der Universität Kiel, insbesondere von Wildcaniden und Canidenkreuzungen (Schakal/Coyoten F_1- und F_2-Bastarde sowie Pudel/Wolf-Kreuzungen). Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Kiel 1964, 623—635.
— (1966): Das Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität und die ihm angeschlossene staatliche Vogelschutzwarte Schleswig-Holstein. Christiana Albertina **2**, 63—74.
— (1968): Zum phylogenetischen Pluripotenzbegriff. In G. Kurth: Evolution und Hominisation. II. Aufl., 43—57. Stuttgart: G. Fischer.
— (1971a): Über Schakale, Pudel und Puschas. Die Kleintierpraxis 16. Jg., 150—156.
— (1971b): Puwos und Puschas — interessante Kieler Pudelkreuzungen mit Wildhunden. In Schneider-Leyer: Pudel. 32—37. Stuttgart: Eugen Ulmer.
— (1971c): Des Pudels Haut und Haar. In Schneider-Leyer: Pudel. 46—52. Stuttgart: Eugen Ulmer.
— (1974a): Das Experiment Domestikation. Biologie unserer Zeit **4**, 72—79.
— (1974b): Gedanken über die Beziehungen zwischen Morphologie, Genetik und Evolution. Zool. Jb. Anat. **92**, 197—219.
— (1975): Tier-„Sprache“ und Domestikation. Acta Teilhardiana (im Druck).
Herre, W.; Langlet, J. (1936): Untersuchungen über Haut-, Haar- und Lockenbildung des Karakulschafes. (Eine vorläufige Mitteilung.) Z. f. Züchtung **35**, 401—412.
Herre, W.; Rabes, I. (1937): Studien an der Haut des Karakulschafes. Z. f. mikrosk. anat. Forschung **42**, 525—554.
Herre, W.; Wigger, H. (1939): Die Lockenbildung der Säugetiere. Kühn-Archiv **52**, 233—254.
Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere zoologisch gesehen. Stuttgart: G. Fischer.
Hildebrand, M. (1952): The integument in canidae. J. Mammal. **33**, 419—428.
Hörstadius, S. (1950): The Neural Crest. Oxford Univers. Press.
Iljin, N. A. (1941): Wolf-dog genetics. J. Genet. **42**, 359—414.
Jolicoer, P. (1959): Multivariate geographical variation in the wolf, *Canis lupus*. Evolution **13**, 283—299.
Kaliss, N. (1942): The inheritance of ‚white-belly" in the house mouse. J. Hered. **33**, 21—23.
Koecke, H. U. (1960): Untersuchungen über die regionalen Potenzen der Neuralleiste zur Bildung von Melanoblasten bei der Hausente (*Anas* dom.). Roux' Arch. Entwicklungsmechanik **151**, 612—659.
Kohts, A. E. (1948): A variation of colour in the common wolf and its hybrids with domestic dog. Proc. Zool. Soc. London **177**, 784—790.
Kosswig, C. (1959): Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten. Zool. Anz. **23**, Suppl. Bd., 1—30.
— (1961): Über sogenannte homologe Gene. Zool. Anz. **166**, 333—356.
— 1963): Evolutionsphänomene bei Knochenfischen genetisch betrachtet. Veröff. d. Inst. f. Meeresforsch. in Bremerhaven, 178—196.
— (1965): Genetische Grundlagen des Polymorphismus. Zool. Anz. **175**, 21—50.

— (1969): Kritische Buchbesprechung von A. G. SEARLE: Comparative genetics of coat color in mammals. London 1968. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. **7,** 153—156.
KÜHN, A. (1965): Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
LITTLE, C. C. (1958): Coat-color inheritance in rodents and carnivores. Q. Rev. Biol. **33,** 103—137.
— (1971): The Inheritance of Coat Color in Dogs. Ithaca: Camslok.
LUBNOW, E. (1961): Die Beziehungen zwischen den schwarzen, braunen und gelben Haarfarbstoffen (Melaninen) bei den Säugetieren. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Saarbrücken.
— (1963): Die Haarfarben der Säugetiere. II. Untersuchungen über die schwarzen und gelben Melanine. Biol. Zbl. **82,** 465—476.
LUBNOW, E.; KRAMER, L. (1960): Die Haarfarben der Säugetiere I. Spektralanalytische Untersuchungen an Haut-, Haar- und Federmelaninen. (Lit.-Übersicht.) Forsch.-Berichte des Landes Nordrhein-Westfalen **919.**
MECH, L. D. (1967): The Wolf. New York.
MERGLER, H. (1941): Untersuchungen über die Musterbildung im Vlies von Karakulschafen. Kühn-Archiv **57,** 1—55.
MIESSNER, K. (1964): Ist die Lockenentwicklung der Pudelhunde eine Pluripotenzerscheinung? Zool. Anz. **172,** 448—477.
NEUMANN, P. (1937): Haarpigmentuntersuchungen an verschiedenen Farbrassen des Kaninchens. Biol. Zbl. **57,** 522—550.
NOACK, T. (1887): Wolfbastarde. Zool. Gart. Frankf. **28,** 106—111.
POCOCK, R. I. (1907): On the black and tan pattern in the dog. Ann. Mag. nat. Hist. (7th Ser.) **19,** 192—194.
— 1935): The races of *canis lupus.* Proceedings Zool. Soc. London **3,** 647—686.
PULLIAINEN, E. (1965): Studies on the wolf in Finland. Diss. Helsinki.
RÄBER, H. (1971): Die Schweizer Hunderassen. Rüschlikon-Zürich, Stuttgart, Wien: Albert Müller.
RAWLES, M. (1953): Origin of the mammalian pigment cell and its role in the pigmentation of hair. In Pigment cell growth (Ed. M. GORDON). 1—13. New York: Acad. Press.
RHEINBERGER (1931): Bastarde von Hund und Wolf in freier Natur. Z. Säugetierkunde **5,** 367—369.
SCOTT, J. P.; FULLER, J. L. (1965): Genetics and the social Behaviour of the Dog. Chicago and London: The University of Chicago Press.
— (1968): Evolution and domestication of dog. Evolutionary Biology **2,** 234—275.
SEARLE, A. G. (1968): Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals. London: A Logos Press Book.
SILVERS, W. K. (1958): An experimental approach to action of genes at the agouti locus in the mouse. II. Transplants of newborn aa ventral skin to a^ta, A^wa and aa hosts. J. exp. Zool. **137,** 181—187.
— (1958): An experimental approach to the action of genes at the agouti locus in the mouse. III. Transplants of newborn A^w-, A- and a^t-skin to A^y, A^w, A and aa hosts. J. exp. Zool. **137,** 189—196.
— (1961): Genes and the pigment cells of mammals. Science **134,** 368—373.
SCHENKEL, R. (1947): Ausdrucksstudien an Wölfen. Behaviour **1,** 81—129.
— (1967): Submission: Its features and function in the wolf and dog. Am. Zoologist **7,** 319—329.
SCHULTZ-ROTH, U. (1972): Ullstein Hundebuch. Berlin, Frankfurt/M., Wien: Ullstein.
STARCK, D. (1952): Wie entstehen Färbung und Farbmuster bei Wirbeltieren? (Farbstoffe und Farbzellen); Die Umschau **8** u. **10.**
— (1964): Herkunft und Entwicklung der Pigmentzellen. In Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten. **1,** II, 139—175. Berlin. Göttingen, Heidelberg, New York: Springer.
WANDREY, R. (1974): Beitrag zum Sozialverhalten von Goldschakalen (*Canis aureus* L.) in Gefangenschaft. Diss. Kiel.
WENDT-WAGNER, G. (1961): Untersuchungen über die Ausbreitung der Melanoblasten bei einfarbig schwarzen Ratten und bei Haubenratten. Z. Vererbgl. **92,** 63—68.
WHITNEY, L. F. (1928): The Basis of Breeding. New Haven, Conn.: Fowler.
— (1949): How to breed Dogs. New York: Orange Judd Publishing Company Inc.
WHITNEY, D. D. (1951): Color and its inheritance in miniature gray poodles. Popular Dogs Magazine.
WINGE, Ö. (1946): On the bicolor gene in dog. C. R. Lab. Carlsberg, Ser. physiol. **24,** 125—132.
WORTMANN, W. (1971): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Coyoten, Wölfen und Hunden. Zool. Anz. **186,** 435—464.

Wright, S. (1917): Color inheritance in mammals. J. Hered. **8**, 224—235.
— (1918): Color inheritance in mammals. IX. The dog. J. Hered. **9**, 87—90.
Young, St. P.; Goldman, E. A. (1964): The Wolves of North America: I. Their history, life habits, economic status and control. II. Classification of wolves. Inc. New York: Dover Publications.
Zimen, E. (1971): Vergleichende Verhaltensstudien an Wölfen und Pudeln. Ethol. Studien. München: Piper.
Zollitsch, H. (1969): Metrische Untersuchungen an Schädeln adulter Wildwölfe und Goldschakale. Zool. Anz. **182**, 153—182.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Christine Schleifenbaum, Institut für Haustierkunde, Neue Universität, D-23 Kiel, Olshausenstraße 40—60

Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Vormagenschleimhaut von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*)

Von R. R. Hofmann[1], G. Geiger[1] und R. König[1]

Aus dem Fachbereich Veterinärmedizin (Vergleichende Anatomie der Haus- und Wildtiere) und dem Fachbereich Psychologie (Methodenlehre und Datenverarbeitung) der Justus-Liebig-Universität Gießen

Eingang des Ms. 15. 5. 1975

1. Einleitung

Unter den Wildwiederkäuern Mitteleuropas kommt dem Reh- und Rotwild nach der Häufigkeit ihres zahlenmäßigen und örtlichen Vorkommens und nach ihrer ökologischen wie wirtschaftlichen Bedeutung die führende Stellung zu. Es wurde an anderer Stelle (Hofmann und Geiger 1974) bei der Besprechung der Topographie der Verdauungsorgane des Rehes bereits darauf hingewiesen, daß im Gegensatz zu den zahlreichen Veröffentlichungen auf dem Gebiet der Physiologie, Biochemie und Ernährungsphysiologie der europäischen Wildwiederkäuer detaillierte anatomische Beschreibungen des Verdauungstraktes bisher für keine dieser Arten vorliegen. Während Untersuchungen zur Topographie und funktionellen Anatomie des gesamten Rotwild-Verdauungstraktes sowie Einzeluntersuchungen am Kopfdarm, am Mittel- und Enddarm des Rehwildes in Vorbereitung sind, sollen die vorliegenden Untersuchungen ein Beitrag zu den bisher sehr lückenhaften Kenntnissen über die Struktur und die funktionelle Anpassung der Vormagenschleimhaut dieser beiden Wildarten sein.

[1] Mitglieder des Arbeitskreises für Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der JLU Gießen.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 167—193.

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden ZSAEA7

Dabei liegt der Vergleich mit dem bereits eingehend untersuchten breiten Spektrum von Wildwiederkäuern aus Ostafrika (HOFMANN 1973) besonders nahe, bei dem die Gruppierung in drei deutlich unterscheidbare Äsungstypen Merkmale ergeben hat, die sich auf alle Wiederkäuer, und so auch auf die hier untersuchten Wildarten anwenden lassen.

Bereits MARTIN (1938) bemerkte, daß die Innenstrukturen der Vormägen bei den Hirschen nicht denen des Rindes entsprechen. Ohne weitere anatomische Angaben zu machen, führten GILL und JACZEWSKI (1958) Messungen am Verdauungsapparat von drei Rothirschen durch. BUBENIK (1959) findet, daß der Verdauungskanal beim Reh keine Besonderheiten aufweist und daß er beim Rotwild dem des Rehes entspricht, mit Ausnahme eines dritten Blindsackes. Dagegen macht LANGER (1973) zur Magenstruktur des Rotwildes einige, zu der des Rehes ausführlichere Angaben über Makro- und Mikrostruktur der Schleimhaut, sowie über den Muskelfaserverlauf. Außerdem hat LANGER (1974) beim Rehwild und Damwild Oberflächenmessungen an der Schleimhaut des Ruminoreticulum durchgeführt. Da weitere oder ähnliche morphologische Untersuchungen auch bei anderen Cervidenarten bisher nicht vorliegen, erschien eine systematische, vergleichende Untersuchung im Hinblick auf zahlreiche ungeklärte Fragen der Wildernährung auch aus prinzipiellen Gründen besonders angezeigt.

2. Material und Technik

Es wurden insgesamt 20 Mägen vom Rehwild (8 Mon. bis 10 Jahre) und 12 Mägen vom Rotwild (18 Mon. bis 5 Jahre) beiderlei Geschlechts untersucht, die zu unterschiedlichen Jahreszeiten (Sommer- und Winteräsung) erlegt worden sind. Außerdem wurde ein stehend formalinfixiertes Reh in die Untersuchungen mit einbezogen (HOFMANN und GEIGER 1974).

Sämtliche Mägen wurden kurze Zeit nach der Erlegung über den Oesophagus mit 6%igem Formalin mäßig gefüllt und anschließend in Formalin gleicher Konzentration eingelegt (kombinierte Füllungsfixation, HOFMANN 1969). Nach mehrtägiger Fixierung und Auffüllung bis zur vollen Entfaltung wurden Kapazitätsmessungen durchgeführt und das Ruminoretikulum anschließend über die Curvatura dorsalis sowie der Labmagen über die Curvatura major eröffnet. Der Mageninhalt wurde auf seine qualitative Zusammensetzung überprüft, das Schleimhautrelief aller Magenabteilungen makroskopisch untersucht und vermessen. An den bereits in früheren Untersuchungen näher bezeichneten homologen Stellen (HOFMANN 1969, 1973) wurden Schleimhautproben mit Hilfe einer Schablone von 5×7 cm aus der Magenwand herausgeschnitten und anschließend mit dem Leitz-Reprovit II a und der Leica M — 3 in der

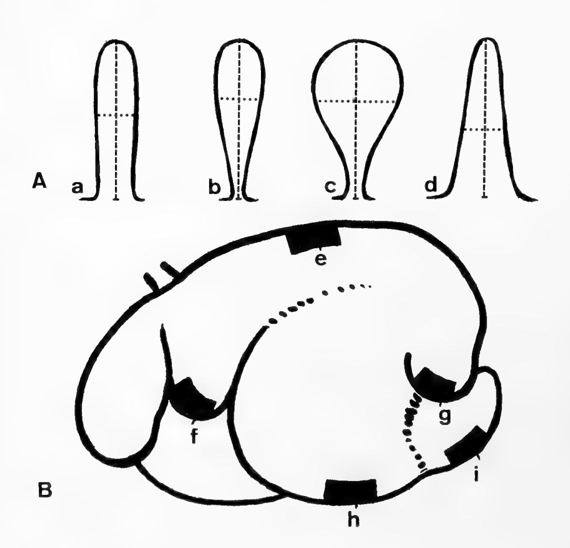


Abb. 1. A = Die 4 Hauptzottentypen im Pansen von Reh- und Rotwild: a = bandförmiger, b = zungenförmiger, c = blattförmiger und d = spitzzulaufender Zottentyp. Gepunktete Linie = Meßlinie für die mittlere Zottenbreite, gestrichelte Linie = Meßlinie für die Zottenlänge. B = Schleimhautentnahmestellen: e = dorsaler Pansensack (Dorsalwand); f = Atrium ruminis; g = dorsaler Blindsack (Ventralwand); h = ventraler Pansensack (Ventralwand); i = ventraler Blindsack (Ventralwand)

früher beschriebenen Weise fotografiert. Später wurden aus diesen Präparaten mit Hilfe einer Schablone von 1×1 cm Proben für die Zottenzählung bzw. -ausmessung herausgestanzt.

Pro Meßfläche von 1 cm² wurden mehrere (4—12) hinsichtlich Größe und Form repräsentative Zotten auf folgende Art und Weise vermessen (Abb. 1):

a. Die Länge wurde auf 1/10 mm genau von der Zottenbasis bis zur Zottenspitze entlang der Mittelachse bestimmt.
b. Die Breite wurde, da verschiedene Zottenformen auftraten, an der Stelle der mittleren Breite auf 1/10 mm genau gemessen.

Aus den verschiedenen Einzelmessungen wurde der mittlere Wert pro Testfläche für jede Region bei jedem Tier getrennt gebildet. Damit sind für die statistische Auswertung folgende primäre Meßwerte erfaßt worden:

1. die Zottenzahl pro cm² (ZZ),
2. die Zottenlänge in mm (ZL),
3. die Zottenbreite in mm (ZB).

Aus diesen direkt gemessenen Werten wurden folgende weitere Meßwerte abgeleitet:

4. die durchschnittliche Zottenoberfläche (ZO) in mm² als Produkt jeweils aus Zottenlänge ×Zottenbreite×2. Nicht berücksichtigt wurde dabei die Schmalseite einer Zotte, da diese im Verhältnis zur Breite der Zotte im Rahmen der Meßgenauigkeit keine wesentliche Änderung der Zottenoberfläche bewirkt;
5. die Oberfläche einer Region (RO) pro cm², gemessen in mm² ergibt sich aus dem Produkt von Zottenoberfläche (ZO)×Zottenzahl (ZZ);
6. der Oberflächenvergrößerungsfaktor (OVF) ergibt sich dann aus der Oberfläche pro cm² + der Grundfläche von 1 cm², bezogen auf diese Grundfläche.

$$\mathrm{OVF} = \frac{\mathrm{RO} + 100}{100}$$

Für diese Meßwerte wurden nach Prüfung auf Normalität ihrer Verteilung die Mittelwerte, Streuung und Stichprobenfehler des Mittelwertes für die einzelnen Schleimhautregionen bestimmt. Die Unterschiede in den einzelnen Meßregionen bezüglich dieser sechs Meßwerte wurden mit dem t-Test für abhängige Gruppen auf Signifikanz geprüft.

Außerdem wurde von 3 Rehwild-Mägen und 2 Rotwild-Mägen histologisches Material entnommen und in gepuffertem Formalin bzw. Bouinscher Flüssigkeit einige Proben auch in dem EM-Fixierungsgemisch nach Ito-Karnovsky (1968) fixiert. Die Proben wurden entweder in Paraffin oder in Epon eingebettet. Die Paraffinschnitte wurden mit Hämatoxylin-Eosin, die Semidünnschnitte mit Toluidinblau bzw. mit Methylenblau und basischem Fuchsin gefärbt. Die Photomikrographien wurden mit dem Leitz-Orthomat auf dem Laborlux hergestellt.

Das Material vom Rehwild stammt aus den Revieren Weidenhausen, Oberweidbach, Ruppertsburg, Speckswinkel und Streitberg in Hessen sowie Rödelsee, Iphofen und Hasloch in Unterfranken. Das Material vom Rotwild stammt aus den Revieren Gladenbach, Ludwigsegg, Bieber/Spessart, Krofdorf, Bodenrod/Taunus, Salmünster und Kassel/Spessart in Hessen sowie aus dem Forstamt Aue (Fürstl. Wittgensteinsche Forstverwaltung).

Wir danken Frau Kogge und den Herren Dr. H. Kogge, OFM H. Hofmann, FAR H. Goerss, OF B. Wallmann, Dr. W. Krug, H. Müller, Dr. E. Wenk, W. Melber, B. u. N. Versch, OF Köhler, OFM H. Thomĕ, OFM Kreutzer, Dr. F. Bergner, OFM Paul und OFM von Stein sowie T. Heinbach und Herrn OFM Laue für die bereitwillige Unterstützung bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials.

3. Makroskopische Befunde

3.1. Außenstruktur

Am relativ kleinen Magen des Rehwildes (REW) ist die Reihenfolge der vier Magenabteilungen nach ihrer Kapazität die gleiche wie am relativ größeren Magen des Rotwildes (ROW), nämlich 1. Pansen, 2. Labmagen, 3. Netzmagen, 4. Blättermagen (Abb. 2). Bei drei Rehen erreichte der Netzmagen das gleiche Fassungsvermögen wie der Labmagen.

Die Gesamtkapazität des REW-Magens beträgt 4,2 — 5,5 Liter; davon entfallen auf das Ruminoretikulum 3,8 — 5,0 Liter, die entsprechenden Volumina des ROW-Magens betragen 13,3 — 24,8 bzw. 12,5 — 23,0 Liter.

Die kraniokaudale Ausdehnung des Ruminoretikulums beträgt beim REW 28,0 bis

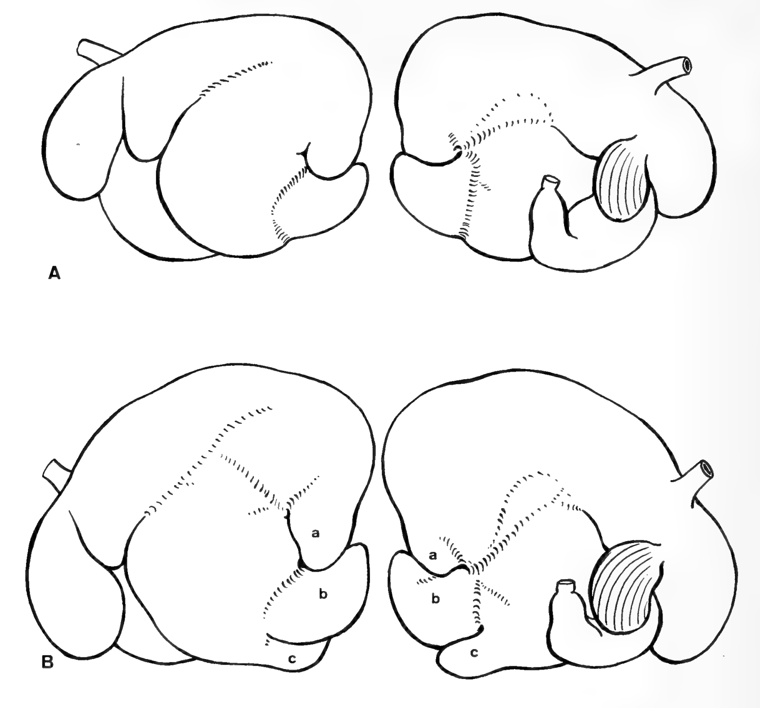


Abb. 2. Schematische Darstellung der Magenform von Reh- (A) und Rotwild (B) von links und rechts. a = dorsaler, b = linker ventraler, c = rechter ventraler Blindsack

34,5 cm, beim ROW 44,0 – 56,5 cm, die dorsoventrale Ausdehnung beim REW 22,0 bis 26,0 cm, beim ROW 37,0 – 53,0 cm. Bei beiden Arten ist die transversale Pansenausdehnung mit 10 – 13 cm bzw. 14,0 – 20,0 cm relativ schmal.

In der äußeren Form des Magens unterscheiden sich REW und ROW deutlich voneinander (Abb. 2). Der Magen des REW ist äußerlich durch Furchen weniger untergliedert als der des ROW. Die linke Längsfurche bleibt beim REW unverzweigt. Beim ROW zweigt sie kaudoventral eine Hilfsfurche ab, die in den Sulcus caudalis einmündet. Auf der rechten Seite sind die Furchen bei beiden Arten ähnlich angelegt. Die Kranzfurchen sind beim ROW tiefer eingeschnitten als beim REW, wo nur rechts die ventrale Kranzfurche sehr deutlich wird. Während beim REW die ursprüngliche Schlauchform des Magens noch erkennbar ist und der kurze dorsale Blindsack (4,0 bis 6,5 cm) den bis zu 9,5 cm langen ventralen Blindsack links lateral überlappt, sind beim ROW insgesamt drei konische Blindsäcke ausgebildet, wie das bereits von Bubenik (1959) kurz erwähnt wurde. Dabei zeigt der deutlich abgesetzte (Kranzfurche) dorsale Blindsack mit seiner Spitze ventral, der linke ventrale dorsokaudal und der rechte ventrale kaudal. Bei beiden Arten werden besonders die Furchen der linken Seite von Muskelspangen überbrückt, und das muskulöse Hauben-Labmagen-Pansenband (Hofmann 1969) ist kräftig ausgebildet (Abb. 8/h).

Der bohnenförmige Blättermagen ist beim ROW relativ größer als beim REW (28 bis 30%). Die absoluten Maße betragen 6,0 – 8,0 cm von Pol zu Pol beim REW, 11,0 – 15,0 cm beim ROW, die entsprechenden Höhenmaße sind 3,5 – 4,5 bzw. 4,5 bis 7,0 cm. Am Labmagen, der durch einen tiefeingeschnittenen Sulcus omasoabomasicus vom Blättermagen abgesetzt ist, läßt sich wie bei allen Wiederkäuern ein weiter Fundusteil von einem engen Pylorusteil unterscheiden.

3.2. Innenstruktur

3.2.1. Retikulum

Der bei beiden Arten relativ große Netzmagen (Abb. 3) steht durch ein beim Reh vergleichsweise erheblich größeres Ostium ruminoreticulare (Abb. 8) mit dem Pansen in offener Verbindung (REW: 5,5×3,0 cm, ROW: 8,0×4,5 cm). Die Plica ruminoreticularis (Abb. 3/k) ist scharfrandig, besonders ausgeprägt beim ROW. Ihr freier Rand erscheint durch einen zottenfreien, pfeilerähnlichen Saum deutlich abgesetzt (Abb. 8). Beim REW ist die haubenseitige Lamelle der Plica stärker mit Resorptionszotten besetzt als beim ROW, wo diese ganz fehlen können.

Die Haubenschleimhaut (Abb. 4) ist zum größten Teil in Cellulae reticuli aufgeteilt, der Zottenanteil beschränkt sich bei beiden Arten auf ein kleines Gebiet im Bereich der Cardia. Die meist penta- bis hexagonalen Cellulae nehmen von dorsal nach ventral an Ausdehnung zu, beim REW bis zu 12×10 mm, beim ROW bis zu 25×15 mm. In der erschlafften, stärker gefüllten Haube erheben sich die Cristae reticuli beim REW kaum über das generelle Schleimhautniveau (0,5 — 0,7 mm), Sekundärleisten fehlen fast immer. Die Leisten und die Böden der Cellulae sind dicht mit schlanken, sehr spitzen Papillen besetzt, die sich bei der Kontraktion der Haube ineinander verzahnen (Abb. 4/B). Die Cristae reticuli sind beim ROW deutlicher abgesetzt und in der erschlafften Haube bis 1,5 mm hoch. Ihr freier Rand ist regelmäßig mit je einer Reihe von 1 — 2 mm langen, kegelförmigen Hornpapillen besetzt, ebenso die Böden der Cellulae. Die wenigen Sekundärleisten laufen im Zelleninnern aus (Abb. 4/C, D).



Abb. 3. Ruminoretikulum eines 7 Monate alten Rehes (stehend formalinfixiert) von der linken Seite präpariert. a = mediane Schnittfläche des Zwerchfells; b = Stumpf der 13. Rippe; c = Schaufelknorpel; d = Kniegelenk; e = Aorta; f = Oesophagus, vom Mediastinum bedeckt; g = Schnittfläche der Milz; h = Fundus reticuli; i = Sulcus reticuli; k, k = Plica ruminoreticularis; l = Atrium ruminis; m = A. ruminalis sinistra; n = kranialer Querpfeiler; o = rechter Längspfeiler; p = kaudaler Querpfeiler; q = ventraler Kranzpfeiler; r = dorsaler Pansensack; s = dorsaler Blindsack; t = ventraler Blindsack; u = ventraler Pansensack, Recessus ruminis; v = Fundus abomasi mit Plicae spirales.

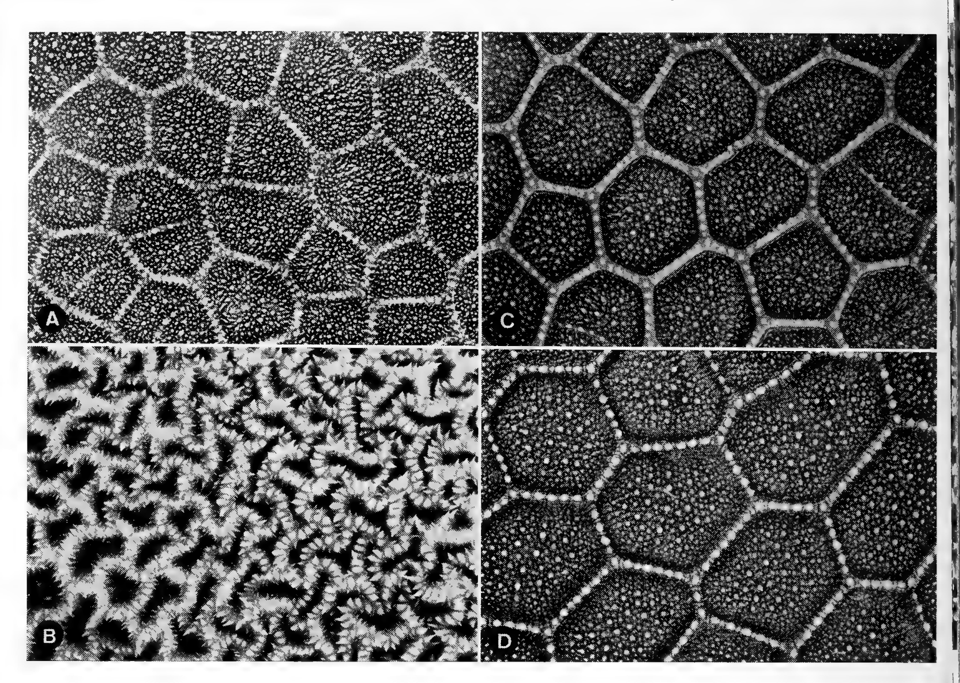


Abb. 4. Netzmagenschleimhaut (Cellulae reticuli) beim erwachsenen Reh- und Rotwild. A = Fundus reticuli; B = Fundus reticuli im Kontraktionszustand (Rehwild); C, D = Fundus reticuli (Rotwild)

Der bei beiden Arten gut entwickelte Sulcus reticuli (Abb. 3/i) hat beim REW zwischen Ostium cardiacum und Ostium reticulo-omasicum eine Länge von 7,0 bis 7,5 cm, beim ROW von 10,0 – 11,0 cm. Seine Lippen sind flach und 0,7 bzw. 1,0 cm breit, die rechte ist stärker hervorgewulstet. Der Fundus sulci reticuli ist von glatter kutaner Schleimhaut bedeckt, auf der vor allem beim ROW drei bis vier Längsleisten verlaufen.

3.2.2. Rumen

Der Pansen erscheint beim REW weniger gegliedert und gleichmäßiger von zottentragender Schleimhaut ausgekleidet als beim ROW (Abb. 3).

Die Pansenpfeiler sind beim ROW (Abb. 5/B) von einer stark verhornten, zottenlosen Schleimhaut bedeckt, die von der zottentragenden Schleimhaut deutlich abgesetzt ist. Demgegenüber sind die vergleichsweise schwachen, als kaum verdickte Wandduplikaturen erkennbaren Pfeiler des REW (Abb. 5/A, Abb. 8/e) stets von Zotten besetzt, wenn auch von reduzierter Länge, die meist kammartig angeordnet sind.

Dadurch hebt sich beim REW nur der das weite Ostium intraruminale (mittlerer Durchmesser 10×8,5 cm) umgebende Pfeilerring und der gleichfalls ringförmige ventrale Kranzpfeiler deutlich ab (Abb. 3/q). Beim ROW mißt das Ostium intraruminale im Mittel 19×15 cm. Der kraniale Querpfeiler ist beim REW bis 3 mm, beim ROW bis 10 mm dick. Während beim REW Hilfspfeiler fehlen, gabelt sich der kraniale Querpfeiler beim ROW rechts unter starker Verbreiterung in einen strebenartigen Hilfspfeiler und einen scharfrandigen rechten Längspfeiler auf, der seinerseits dorsokaudal gegabelt ausläuft. Hilfs- und Längspfeiler sind kurz vor dem Übergang in den kaudalen Querpfeiler teilweise mit Zotten besetzt und lassen aus sich auch den ventralen Kranzpfeiler hervorgehen. Der kaudale Querpfeiler ist kurz und hat beim

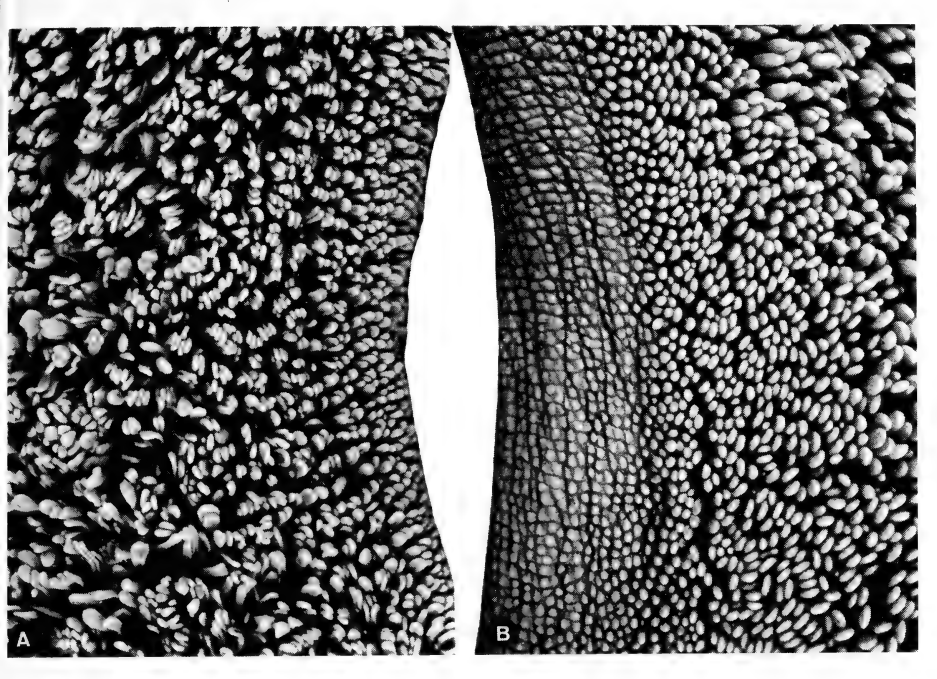


Abb. 5. Schleimhautrelief des kranialen Querpfeilers beim erwachsenen Rehwild (A) und beim erwachsenen Rotwild (B)

REW eine Dicke von 3 — 4 mm und beim ROW von 9 — 10 mm. Der dorsale Kranzpfeiler umfaßt beim REW nur in unmittelbarer Nähe des Querpfeilers von ventral her den Eingang zum dorsalen Blindsack, seine seitlichen Spangen sind kurz und von Zotten bedeckt. Der schmale dorsale Kranzpfeiler des ROW ist nur auf der Kaudalseite von Zotten besetzt und umfaßt einen größeren Teil der Zugangsöffnung zum dorsalen Blindsack. Seine linke Spange teilt sich, der ventrale Ast dieser Gabelung vereinigt sich kranial mit dem linken Längspfeiler und begrenzt eine tiefe Nische, die von besonders dichten Resorptionszotten besetzt ist.

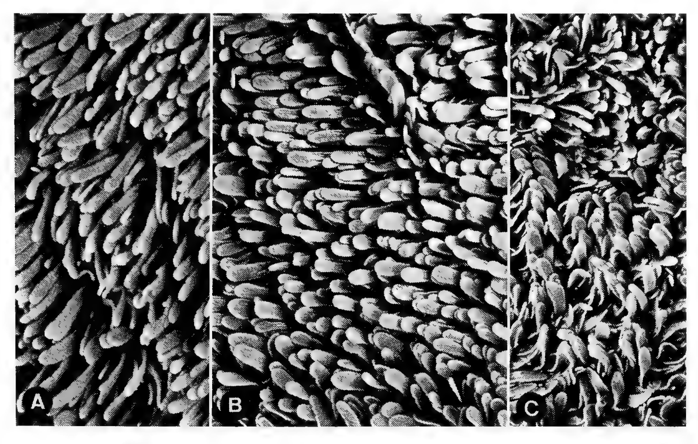


Abb. 6. Schleimhautrelif des dorsalen Pansensackes beim erwachsenen Rehwild. A, B = bei Sommeräsung, C = bei Winteräsung

Der ventrale Kranzpfeiler (Abb. 3/q) ist beim REW ein nahezu, beim ROW ein vollständig geschlossener Ring (Durchmesser 8 — 9 bzw. 11 — 13 cm). Beim REW trägt auch dieser Pfeiler kammartig angeordnete Zotten, beim ROW trägt nur der ventrale Abschnitt Zottenrudimente. Außerdem zweigt er beim ROW nach rechts Sekundärspangen ab, die den Eingang zum rechts gelegenen Nebenblindsack (Durchmesser 5 — 6 cm) stützen.

Die Schleimhaut des dorsalen Pansensacks ist beim REW stärker und gleichmäßiger mit Zotten besetzt als beim ROW. Bei beiden Arten ist jedoch das Atrium ruminis als die Hauptresorptionszone ausgewiesen (Abb. 3/1, Abb. 8).

Der ventrale Pansensack zeigt beim REW ebenfalls eine gleichmäßigere Verteilung der Zotten, während beim ROW eine Reduzierung im Ventralbereich deutlich wird und die Konzentration von dichtstehenden Resorptionszotten besonders in den Nischen nahe der Pfeiler ins Auge fällt.

Im Pansen von REW herrschen die auf Abb. 1 dargestellten Zottenformen vor, nämlich schmal-bandförmig (weitgehend gleichbleibende Breite), zungenförmig (mit gestielter Basis) und seltener blattförmig (mit breiter Fläche) und spitzzulaufend (mit breiter Basis). Beim ROW ist die letztere Zottenform häufig anzutreffen. Alle anderen Zottenformen kommen jedoch auch vor, wobei die bandförmigen manchmal als filiforme Zotten auftreten und die blattförmigen keulenförmig werden können (Abb. 9/C und Abb. 12/A).

Die ausgewählten Schleimhautregionen sind aus Abb. 1 ersichtlich. Region 1 entspricht dem Gebiet der dorsalen Pansenwand (in der Mitte zwischen Sulcus ruminoreticularis und dorsalen Blindsack); Region 2 der Ventralwand des Atrium ruminis (nahe der Plica ruminoreticularis); Region 3 der Ventralwand des dorsalen Blind-

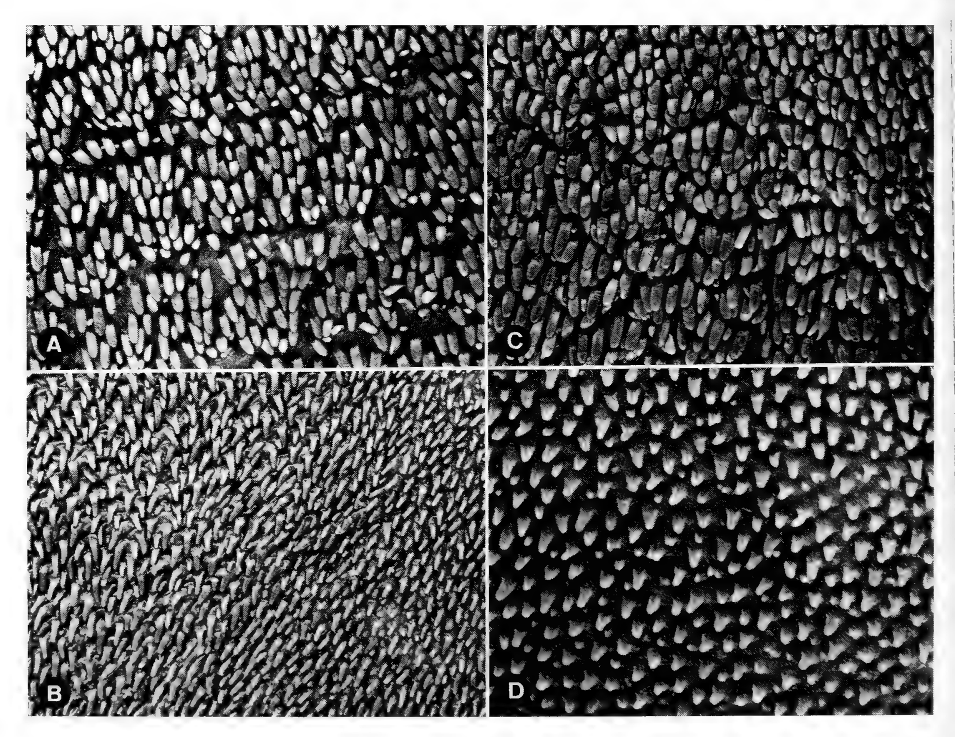


Abb. 7. Schleimhautrelief des dorsalen Pansensackes beim erwachsenen Rotwild. A, B, C = bei Sommeräsung, D = bei Winteräsung

Tabelle 1

Mittelwerte ($\overline{X}$), Streuungen S_X) und Stichprobenfehler des Mittelwertes ($S_{\overline{X}}$) der Primärmeßwerte bei *Capreolus capreolus*

Gesamtgruppe N = 20

	Region	1	2	3	4	5
Zottenzahl	$\overline{ZZ}$	48,7	67,6	65,6	46,5	59,9
	S_{ZZ}	7,1	21,1	17,0	9,5	17,0
	$S_{\overline{ZZ}}$	1,6	4,7	3,8	2,1	3,8
Zottenlänge in mm	$\overline{ZL}$	4,41	5,62	3,56	4,05	3,70
	S_{ZL}	1,09	1,07	0,64	1,02	0,85
	$S_{\overline{ZL}}$	0,25	0,24	0,14	0,23	0,19
Zottenbreite in mm	$\overline{ZB}$	1,09	1,12	1,12	1,12	1,15
	S_{ZB}	0,30	0,23	0,28	0,30	0,30
	$S_{\overline{ZB}}$	0,07	0,05	0,06	0,07	0,07

Tabelle 2

Mittelwerte ($\overline{X}$), Standardabweichungen (S_X) und Stichprobenfehler des Mittelwertes ($S_{\overline{X}}$) der errechneten Meßwerte Zottenoberfläche (ZO) und Regionenoberfläche (RO) bei *Capreolus capreolus* für alle 5 Regionen

Gesamtgruppe N = 20; alle Oberflächenstatistiken in mm^2

	Region	1	2	3	4	5
Oberfläche einer Zotte	$\overline{ZO}$	9,8	12,8	8,1	9,2	8,5
	S_{ZO}	4,2	4,2	3,4	4,0	2,8
	$S_{\overline{ZO}}$	0,94	0,95	0,75	0,89	0,62
Oberfläche pro cm^2	$\overline{RO}$	477,9	859,5	527,8	410,9	507,7
	S_{RO}	223,2	406,8	226,3	131,2	233,0
	$S_{\overline{RO}}$	49,9	91,0	50,6	29,3	52,1
Oberflächenvergrößerungsfaktor	$\overline{OV}$	5,8	9,6	6,3	5,1	6,1
Vertrauensintervall für mittlere Oberflächenvergrößerung (95 %)	obere Grenze	6,8	11,4	7,3	5,7	7,1
	untere	4,8	7,8	5,3	4,5	5,1

sackes; Region 4 der ventralen Pansenwand (Mitte); Region 5 der Ventralwand des ventralen Blindsackes.

Die statistische Auswertung für die Gesamtgruppe des REW (N = 20) erbrachte für die drei primären Merkmale die in Tabelle 1 dargestellten Mittelwerte und Streuungen.

Die entsprechenden Daten für die abgeleiteten Meßwerte sind in Tabelle 2 zusammengestellt.

Beim REW finden sich an der Dorsalwand des Pansens (Region 1) mäßig dicht stehende band- und zungenförmige Zotten (Abb. 6). Dagegen ist das Atrium ruminis (Region 2) mit besonders dichtstehenden, langen Zotten besetzt, bei denen die Bandform, seltener auch die Zungenform vorherrscht (Abb. 9/A). Ähnlich ist die Dichte und die Form der Zotten im dorsalen Blindsack (Region 3). Die meist bandförmigen Zotten (Abb. 10/A u. C) sind jedoch relativ kurz. In mittlerer Höhe des Pansens erfolgt beim REW ein unmerklicher, allmählicher Übergang zur Ventralregion, für die die Region 4 als typisch angesehen wird. Hier stehen die meist band- oder zungenförmigen Zotten mit seitlichen Einkerbungen (Abb. 11) lichter als in den anderen vier Regionen. Ein dichterer Besatz mit relativ kurzen, bandförmigen Zotten (Abb. 10/B u. D) findet sich im ventralen Blindsack (Region 5).

Die Prüfung auf signifikante Unterschiede des Zottenbesatzes in den einzelnen Regionen des REW bezüglich der primären Meßwerte ist in Tabelle 3, die der abgeleiteten Meßwerte in Tabelle 4 dargestellt. Sie erbringt mit Ausnahme der Zottenbreite hochsignifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Regionen. Folglich finden sich im Atrium ruminis (Region 2) die längsten und zahlreichsten Zotten. Daraus folgt weiterhin, daß sowohl die mittlere Oberfläche der einzelnen Zotte wie die Gesamtoberfläche bzw. der OVF hochsignifikant größer als in allen anderen Meßregionen sind. (Zur besseren Übersicht werden sowohl die mittleren Werte wie die Signifikanzverhältnisse in den Tabellen 5 und 6 dargestellt.) Bemerkenswert ist, daß die Variation des OVF in den einzelnen Regionen auf unterschiedlicher Zottenzahl und -länge, nicht aber auf unterschiedlicher Zottenbreite basiert. Dadurch wird, wie bereits erwähnt,

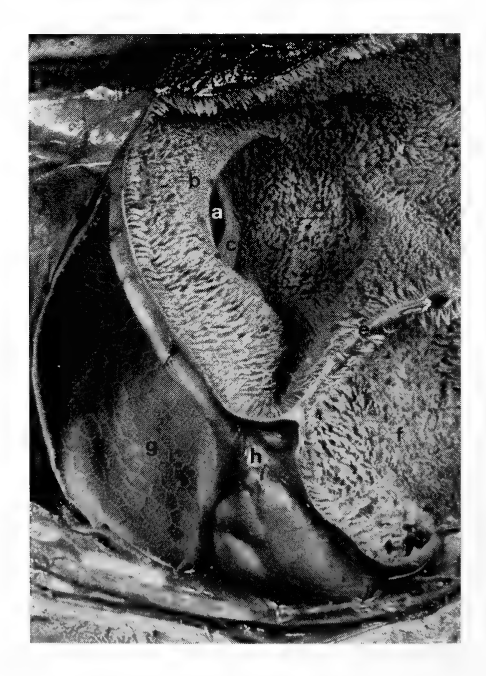


Abb. 8. Atrium ruminis eines 7 Monate alten Rehes (stehend formalinfixiert) von links. a = Ostium ruminoreticulare; b = linker zottentragender Teil; c = freier scharfer Rand der Plica ruminoreticularis; d = Atrium ruminis; e = Schnittfläche des kranialen Pansenpfeilers; f = Recessus ruminis; g = Fundus reticuli; h = Dreimagenband

Tabelle 3

Prüfung der Unterschiede in der Bezottung bei 5 Pansenregionen hinsichtlich Zahl und Länge der Zotten bei *Capreolus capreolus*

t-Test für abhängige Gruppen, N = 20

	Region	1	2	3	4	5
Zottenzahl (ZZ)	1	-	.001	<.001	.303	.009
	2	-3.7	-	.727	<.001	.133
	3	-4.7	0.4	-	<.001	.164
	4	1.1	4.4	5.3	-	<.001
	5	-2.9	1.6	1.4	-4.6	-
Zottenlänge (ZL)	1	-	<.001	.001	.048	.006
	2	-6.7	-	<.001	<.001	<.001
	3	4.2	8.0	-	.019	.430
	4	2.1	6.7	-2.6	-	.098
	5	3.1	6.6	-0.8	1.7	-
Zottenbreite (ZB)	Bei der Zottenbreite ergaben sich keine signifikanten Unterschiede					

In der linken Matrixhälfte sind die t-Werte, rechts der Diagonalen ist die entsprechende Wahrscheinlichkeit p(t) eingetragen.

Tabelle 4

Prüfung der Unterschiede in der Bezottung der 5 Pansenregionen hinsichtlich mittlerer Zottenoberfläche (ZO) und Oberfläche pro cm² (RO) bei *Capreolus capreolus*

t-Test für abhängige Gruppen, N = 20

	Region	1	2	3	4	5
mittlere Zottenoberfläche (ZO)	1	-	.004	.030	.464	.059
	2	-3.3	-	<.001	.002	<.001
	3	2.3	4.5	-	.137	.632
	4	0.7	3.6	-1.6	-	.328
	5	2.0	4.4	-0.5	1.0	-
Oberfläche der Bezottung pro cm^2 (RO)	1	-	<.001	.318	.173	.584
	2	-4.5	-	.001	<.001	<.001
	3	-1.0	4.0	-	.015	.728
	4	1.4	5.1	2.7	-	.038
	5	-0.6	4.5	0.4	-2.2	-

In der linken Matrixhälfte sind die t-Werte, rechts der Diagonalen ist die entsprechende Wahrscheinlichkeit p(t) eingetragen.

Tabelle 5

Rangreihe der 5 Pansenregionen bei *Capreolus capreolus* hinsichtlich Zottenzahl und Zottenlänge

Mittelwerte für die Gesamtgruppe, N = 20

Rangplatz	Nr. der Regionen	Mittlere Zottenzahl
1.	2	67.5
2.	3	65.5
3.	5	59.5
4.	1	48.7
5.	4	46.5

Rangplatz	Nr. der Regionen	Mittlere Zottenlänge in mm
1.	2	5.62
2.	1	4.42
3.	4	4.05
4.	5	3.70
5.	3	3.56

Die durch Linien verbundenen Regionen unterscheiden sich nicht signifikant, alle anderen Paarungen, die nicht mit einer Klammer verbunden sind, zeigen signifikante Unterschiede.

Tabelle 6

Rangreihe der 5 Pansenregionen hinsichtlich der mittleren Zottenoberfläche (ZO) und der Oberfläche pro cm² (RO) bei *Capreolus capreolus*

Mittelwerte für die Gesamtgruppe, N = 20

Rangplatz	Nr. der Region	Mittlere Zottenoberfläche (ZO) in mm^2
1.	2	12.76
2.	1	9.81
3.	4	9.22
4.	5	8.49
5.	3	8.12

Rangplatz	Nr. der Region	Oberfläche der Meßregionen pro cm^2 (RO) in mm^2
1.	2	859.5
2.	3	527.8
3.	5	507.7
4.	1	477.9
5.	4	410.9

Die durch Linien verbundenen Regionen unterscheiden sich statistisch nicht, alle anderen Paarungen, die nicht mit einer Klammer verbunden sind, zeigen signifikante Unterschiede.

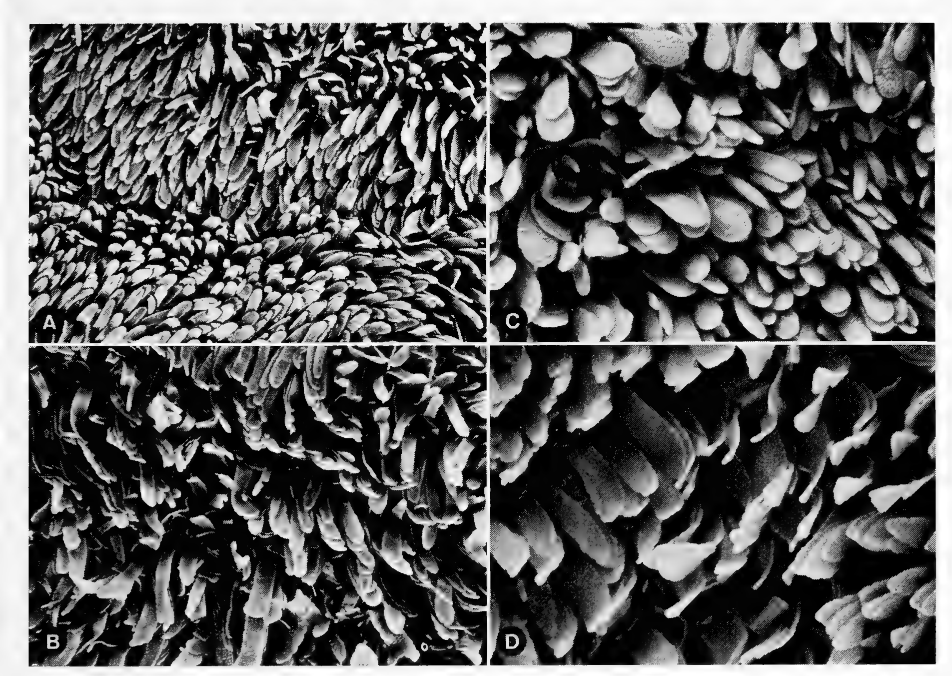


Abb. 9. Schleimhautrelief des Atrium ruminis beim erwachsenen Reh- und Rotwild. A = bei Sommeräsung (Rehwild); B, C = bei Winteräsung, D = bei Sommeräsung (Rotwild)

bei der Betrachtung des Rehpansens in der Übersicht der Eindruck eines sehr einheitlichen Zottenbesatzes erweckt (Abb. 3). Aus Tabelle 6 wird jedoch ersichtlich, daß z. B. die resorptive Oberfläche in Region 2 mehr als doppelt so groß ist als in Region 4 und immer noch um 60 — 80 % größer ist als in den anderen Regionen.

Die statistische Auswertung für die Gesamtgruppe des ROW (N = 12) erbrachte für die drei primären Merkmale die in Tabelle 7 dargestellten Mittelwerte und Streuungen. Die dazugehörigen Signifikanzwerte sind aus Tabelle 9 ersichtlich, während die entsprechenden Ergebnisse für die abgeleiteten Merkmale in Tab. 8 und 10 aufgeführt sind.

Beim ROW sind die Zotten an der Dorsalwand (Region 1) extrem kurz und spitzzulaufend mit breiter Basis (Abb. 7). Zottenform und -länge dieser Region unterliegen jahreszeitlichen Schwankungen unter dem Einfluß wechselnder Äsung, auf die an anderer Stelle eingegangen werden soll. In der Region 2 (Atrium ruminis) treten zungen- und blattförmige Zotten am häufigsten auf (Abb. 9/B, C, D), die nicht selten eingekerbt und bedeutend länger und breiter als die Zotten der anderen Regionen sind. Die Zottenzahl ist hier jedoch nicht wesentlich größer. Im dorsalen Blindsack (Region 3) finden sich bandförmige und spitzzulaufende Zotten (Abb. 10/E, G), die nach Länge und Breite an zweiter Stelle im Rotwildpansen stehen. Zotten dieser Größe herrschen in der mittleren Höhe des ROW-Pansens besonders auch in den früher erwähnten Pfeilernischen vor. Diese Zone ist damit deutlich abgesetzt gegen die Ventralregion, wo sich an der Ventralwand (Region 4) kurze, besonders schmale band- bis fadenförmige Zotten finden (Abb. 12). Auffällig wenige Zotten mittlerer Größe, meist schmal-bandförmig oder spitzzulaufend (Abb. 10/F, H) stehen im ventralen Blindsack (Region 5).

Die Tabellen 11 und 12 informieren zusammenfassend über die Rangfolgen der einzelnen Regionen nach erfaßten Merkmalen. Als besonders bemerkenswert muß

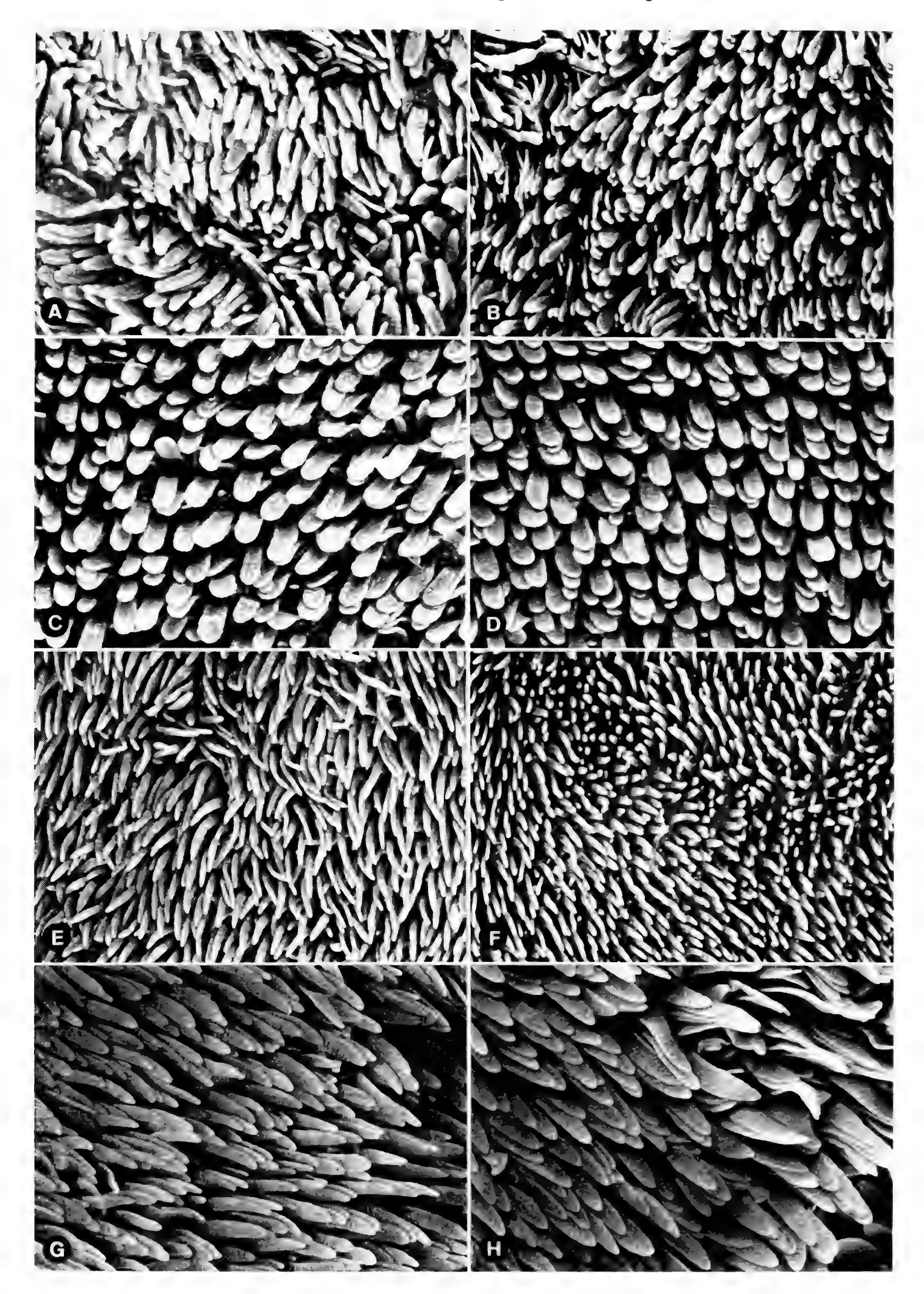


Abb. 10. Schleimhautrelief der Blindsäcke beim erwachsenen Reh- und Rotwild. A — D = beim Rehwild: A = dorsaler Blindsack (Sommeräsung); B = ventraler Blindsack (Winteräsung); C = dorsaler, D = ventraler Blindsack (Sommeräsung)
E — H = beim Rotwild: E = dorsaler, F = ventraler Blindsack (Winteräsung); G = dorsaler, H = ventraler Blindsack (Sommeräsung)

Tabelle 7

Mittelwerte ($\overline{X}$), Standardabweichung (S_X) und Stichprobenfehler des Mittelwertes ($S_{\overline{X}}$) der Primärmeßwerte Zahl, Länge und Breite der Zotten in allen 5 Meßregionen bei *Cervus elaphus*

Gesamtgruppe N = 12

	Region	1	2	3	4	5
Zottenzahl	$\overline{ZZ}$	45,3	48,0	46,1	47,8	38,6
	S_{ZZ}	10,0	15,1	11,1	13,5	8,6
	$S_{\overline{ZZ}}$	2,9	4,4	3,2	3,9	2,5
Zottenlänge in mm	$\overline{ZL}$	2,84	10,27	6,88	3,84	5,66
	S_{ZL}	0,77	2,22	2,38	2,29	2,16
	$S_{\overline{ZL}}$	0,22	0,64	0,69	0,66	0,62
Zottenbreite in mm	$\overline{ZB}$	1,12	1,84	1,18	0,75	0,97
	S_{ZB}	0,32	0,68	0,61	0,41	0,27
	$S_{\overline{ZB}}$	0,09	0,20	0,18	0,12	0,08

Tabelle 8

Mittelwerte ($\overline{X}$), Standardabweichungen (S_X) und Stichprobenfehler des Mittelwertes ($S_{\overline{X}}$) bei den errechneten Meßwerten = mittlere Zottenoberfläche (ZO) und Regionenoberfläche (RO) pro cm² bei *Cervus elaphus* für alle 5 Meßregionen

Gesamtgruppe, N = 12; alle Oberflächenangaben in mm²

	Region	1	2	3	4	5
Oberfläche einer Zotte	$\overline{ZO}$	6,3	40,0	18,1	6,9	11,5
	S_{ZO}	2,3	21,7	13,7	8,5	6,3
	$S_{\overline{ZO}}$	0,66	6,27	3,95	2,44	1,82
Oberfläche pro cm²	$\overline{RO}$	272,2	1801,0	740,8	274,3	414,5
	S_{RO}	78,3	1122,6	464,2	281,6	203,3
	$S_{\overline{RO}}$	22,6	324,1	134,0	81,3	58,7
Oberflächenvergrößerung	$\overline{OV}$	3,7	19,0	8,4	3,7	5,1
Vertrauensintervall für mittlere Oberflächenvergrößerung (95 %)	obere Grenze	4,2	25,4	11,0	5,3	6,3
	untere	3,3	12,7	5,8	2,1	4,0

Tabelle 9

Prüfung der Unterschiede in der Bezottung bei 5 Pansenregionen hinsichtlich Zahl, Länge und Breite der Zotten bei *Cervus elaphus*

t-Test für abhängige Gruppen, N = 12

	Region	1	2	3	4	5
Zottenzahl (ZZ)	1	-	.529	.685	.468	.009
	2	-0.7	-	.642	.968	.079
	3	-0.4	0.5	-	.644	.032
	4	-0.8	0.0	0.5	-	.004
	5	3.2	1.9	2.5	3.6	-
Zottenlänge (ZL)	1	-	<.001	<.001	.107	<.001
	2	-12.1	-	<.001	<.001	<.001
	3	-6.0	5.3	-	.001	.028
	4	-1.8	8.3	4.8	-	.001
	5	-5.0	7.2	2.5	-4.6	-
Zottenbreite (ZB)	1	-	.002	.699	.024	.136
	2	-4.0	-	.003	<.001	<.001
	3	-0.4	3.7	-	.024	.160
	4	2.6	8.2	2.6	-	.070
	5	1.6	5.4	1.5	-2.0	-

In der linken Matrixhälfte sind die t-Werte, rechts der Diagonalen ist die jeweils entsprechende Wahrscheinlichkeit p(t) eingetragen.

Tabelle 10

Prüfung der Unterschiede in der Bezottung der 5 Pansenregionen hinsichtlich mittlerer Zottenoberfläche (ZO) und Oberfläche pro cm² (RO) bei *Cervus elaphus*

t-Test für abhängige Gruppen, N = 12

	Region	1	2	3	4	5
mittlere Zottenoberfläche (ZO)	1	-	<.001	.011	.802	.011
	2	-5.6	-	.001	<.001	<.001
	3	-3.1	4.6	-	.022	.054
	4	-0.3	6.1	2.7	-	.043
	5	-3.0	5.4	2.2	2.3	-
Oberfläche der Bezottung pro cm² (RO)	1	-	.001	.006	.979	.029
	2	-4.7	-	.001	<.001	.001
	3	-3.4	4.5	-	.004	.016
	4	-0.0	5.3	3.7	-	.116
	5	-2.5	4.5	2.8	-1.7	-

In der linken Matrixhälfte sind die t-Werte, rechts der Diagonalen ist die entsprechende Wahrscheinlichkeit p(t) eingetragen.

Tabelle 11

Rangreihe der 5 Pansenregionen hinsichtlich Zottenzahl, Zottenlänge und Zottenbreite bei *Cervus elaphus*

Mittelwerte für die Gesamtgruppe, N = 12

Rangplatz	Nr. der Region	Zottenzahl (ZZ)
1.	2 ┐	48.0 ┐
2.	4 │	47.8 │
3.	3 │	46.1 │
4.	1 ┘	45.3 ┘
5.	5	38.6

Rangplatz	Nr. der Region	Mittlere Zottenlänge (ZL) in mm
1.	2	10.28
2.	3	6.88
3.	5	5.66
4.	4 ┐ (gestrichelt)	3.84 ┐ (gestrichelt)
5.	1 ┘ (gestrichelt)	2.84 ┘ (gestrichelt)

Rangplatz	Nr. der Region	Mittlere Zottenbreite (ZB) in mm
1.	2	1.84
2.	3 ┐	1.18 ┐
3.	1 │	1.12 │
4.	5 ┘ ┐ (gestrichelt)	0.97 ┘ ┐ (gestrichelt)
5.	4 ┘ (gestrichelt)	0.75 ┘ (gestrichelt)

Durch Linien verbundene Regionen unterscheiden sich statistisch <u>nicht</u> signifikant, alle anderen Paarungen, die nicht mit einer Klammer verbunden sind, zeigen signifikante Unterschiede.

Tabelle 12

Rangreihe der 5 Pansenregionen hinsichtlich der mittleren Zottenoberfläche (ZO) und der Oberfläche pro cm² (RO) bei *Cervus elaphus*

Mittelwerte für die Gesamtgruppe, N = 12

Rangplatz	Nr. der Region	Mittlere Zottenoberfläche (ZO) in mm²
1.	2	40.0
2.	3 ┐	18.1 ┐
3.	5 ┘	11.5 ┘
4.	4 ┐	6.9 ┐
5.	1 ┘	6.3 ┘

Rangplatz	Nr. der Region	Oberfläche der Meßregionen pro cm² (RO) in mm²
1.	2	1801.0
2.	3	740.8
3.	5 ┐	414.5 ┐
4.	4 ┐ ┘	274.3 ┐ ┘
5.	1 ┘	272.2 ┘

Die durch Linien verbundenen Regionen unterscheiden sich statistisch <u>nicht</u>, alle anderen Paarungen, die nicht mit einer Klammer verbunden sind, zeigen signifikante Unterschiede.

hervorgehoben werden, daß die Zottenzahl mit Ausnahme der Region 5 homogen ist, dagegen Zottenbreite und insbesondere Zottenlänge in allen Regionen stark variieren, worauf der Eindruck eines sehr ungleichmäßigen Zottenbesatzes im Pansen des ROW beruht, aus dem sich die mittlere Zone besonders hervorhebt. Tatsächlich variiert auch der OVF von 3,7 an der Dorsal- und Ventralwand (Reg. 1 u. 4) bis zu einem OVF von 19 im Atrium ruminis um mehr als das Fünffache (Tabelle 8).

3.2.3. Omasum

Im Blättermagen des REW finden sich nur zwei Größen von Laminae omasi, die maximal 3,5 bzw. 1,6 cm breit sind. Zwischen 8 – 12 Blättern I. Ordnung und 9 bis 12 Blättern II. Ordnung finden sich außerdem noch 14 – 20 Schleimhautfalten ohne Muskelgrundlage, die 0,3 – 0,5 cm hoch sein können. Die Blätter beginnen mit wulstigen „Stielen" am Ostium reticulo-omasicum (Abb. 13/C), wo sie mit langen, krallenförmigen Hornpapillen besetzt sind. Die gesamte Oberfläche der Laminae omasi

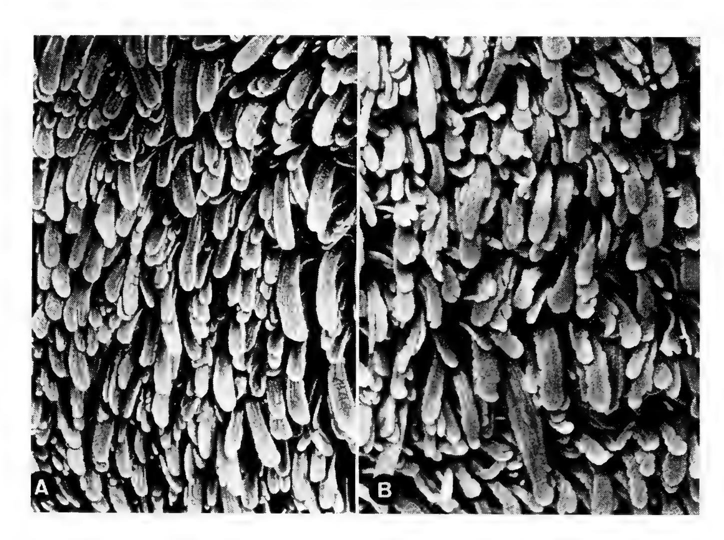


Abb. 11. Schleimhautrelief des ventralen Pansensackes beim erwachsenen Rehwild. A = bei Winteräsung; B = bei Sommeräsung

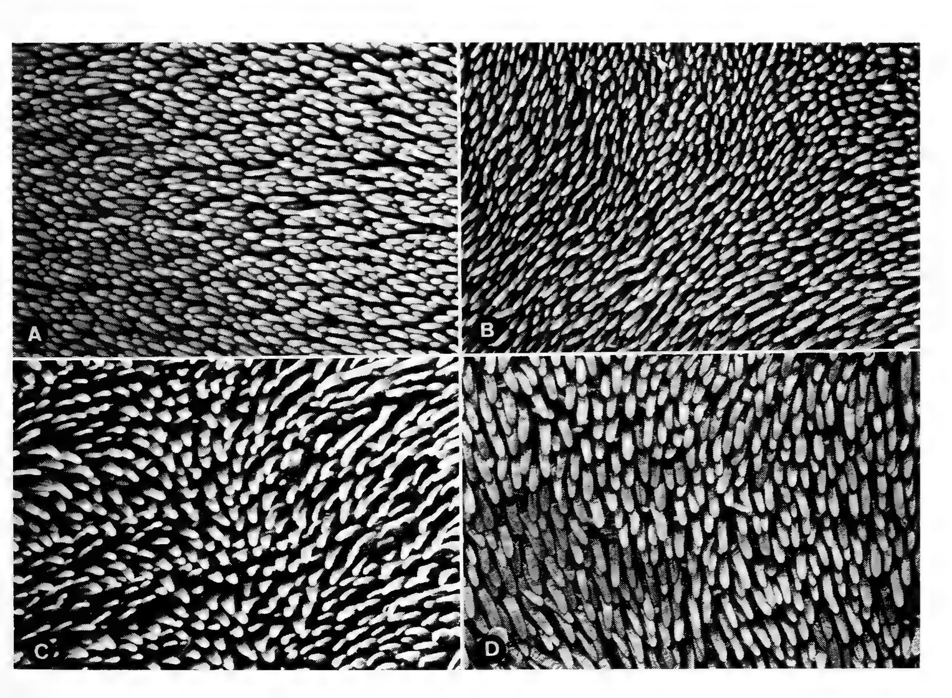


Abb. 12. Schleimhautrelief des ventralen Pansensackes beim erwachsenen Rotwild. A = bei Sommeräsung (im Kontraktionszustand); B = bei Sommeräsung; C, D = bei Winteräsung



Abb. 13. Schleimhautrelief des Blättermagens. A = Lamina omasi I. Ordnung vom Rotwild; B = Lamina omasi I. Ordnung vom Rehwild; C = Blättermagen eines 7 Monate alten Rehes in situ von links eröffnet: a = Ostium reticulo omasicum; b = Lamina omasi I. Ordnung; c = distaler Psalterpol; d = Ostium omasoabomasicum; e = Labmagenseite des kaudalen Psaltersegels

ist ebenfalls dicht von spitzen Hornpapillen bedeckt, die distal an Größe etwas abnehmen (Abb. 13/B). Die Recessus interlaminares sind entsprechend weit. Dagegen lassen sich die viel zahlreicheren Laminae im Blättermagen des ROW in drei Größen einteilen. Die 10 — 12 Blätter I. Ordnung sind maximal 6 cm breit, 9 — 11 Blätter II. Ordnung sind bis 5 cm breit und 16 — 18 Blätter III. Ordnung sind bis 3 cm breit. Zwischen diesen durchweg sehr dünnen Laminae omasi ordnet sich eine unterschiedlich große Zahl (15 — 26) von Schleimhautfalten an, deren Höhe zwischen 0,2 und 1,2 cm schwankt. Die Laminae omasi beginnen in einer auffällig glatten Erweiterung des Canalis omasi („Vestibulum"), wo ihre „Stiele" nur wenige stumpfe Hornpapillen tragen. Die Seitenflächen der scharfrandigen Blätter (Abb. 13/A) sind ebenfalls nur von stumpfen, abgerundeten Hornwärzchen bedeckt, die sich distal weitgehend verlieren können. Die zwischen den teilweise in Reihen, manchmal auch auf Schleimhautfalten angeordneten Papillen gelegene interpapilläre Mucosa ist nicht oder nur wenig verhornt.

Alle echten Blätter laufen distal in der Kommissur der Psaltersegel (Vela abomasica) aus. Die Segel sind bei beiden Arten labmagenseitig ganz von Drüsenschleimhaut bedeckt (Abb. 13/C), die beim REW stärker (bis 6 mm) auf die Blättermagenseite übergreift als beim ROW, wo sich nur ein 2 — 3 cm breiter Demarkations-Saum („Margo plicatus") findet. Bei beiden Arten laufen die Seitenfalten des Sulcus omasi tangential auf der Psalterseite der Segel aus, während sich von der Labmagenseite die Begrenzungsfalten des Sulcus abomasi erheben. Die Pila omasi („Buchbrücke") ist bei beiden Arten relativ kurz (REW 1,8 — 2,0 cm, ROW 6,0 — 6,5 cm), beim ROW ist sie jedoch relativ breiter und muskelstärker.

4. Mikroskopische Befunde

Die Untersuchung der Mikroarchitektur von Zotten, Haubenleisten und Pansenblättern beider Arten ergibt zunächst grundsätzliche Ähnlichkeiten mit den entsprechenden

Strukturen der Hauswiederkäuer, insbesondere der Ziege, wie sie von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1968) und von SCHNORR (1970) beschrieben werden.

4.1. Pansenzotten

Die schmalen Pansenzotten von REW und ROW unterscheiden sich auch histologisch von den blattförmigen, breiten Zotten (Abb. 14) durch die besondere Anordnung des Gefäßapparates im Propria-Bindegewebe, ähnlich wie die entsprechenden Gebilde bei afrikanischen Wildwiederkäuern unterschieden werden konnten (HOFMANN 1973).

Bei nahezu allen Zotten finden sich zwei kräftige Randarterien, von denen radiär zur Zottenkante gerichtete Kapillaren ausgehen (Abb. 15). Diese verlaufen in sehr dünnen bindegewebsarmen Mikropapillen (Abb. 16/h). Zwischen beiden Arteriolen, entlang den Zottenbreitseiten, sind stets eine größere Zahl von dünnwandigen Venolen angeordnet (Abb. 14, 16), die stärker von Bindegewebe umgeben sind (regelmäßiger Papillarkörper). Anders als von SCHNORR und VOLLMERHAUS (1968) bei Rind und Ziege beschrieben, fehlt eine Zottenzentralarterie selbst bei den blattförmigen, breiten Zotten von REW und ROW. Dagegen können, ähnlich wie bei Tragelaphinen und Giraffen (HOFMANN 1973), an den breiten Zottenbreitseiten zwischen den Venolen auch Kapillaren auftreten (Abb. 16). Unter dem jahreszeitlich wechselnden Einfluß rasch fermentierender Pflanzen kommt es auch bei REW und ROW zu einem extremen adaptiven Umbau dieses Gefäßapparates. Die Venolen der Zottenbreitseite bilden

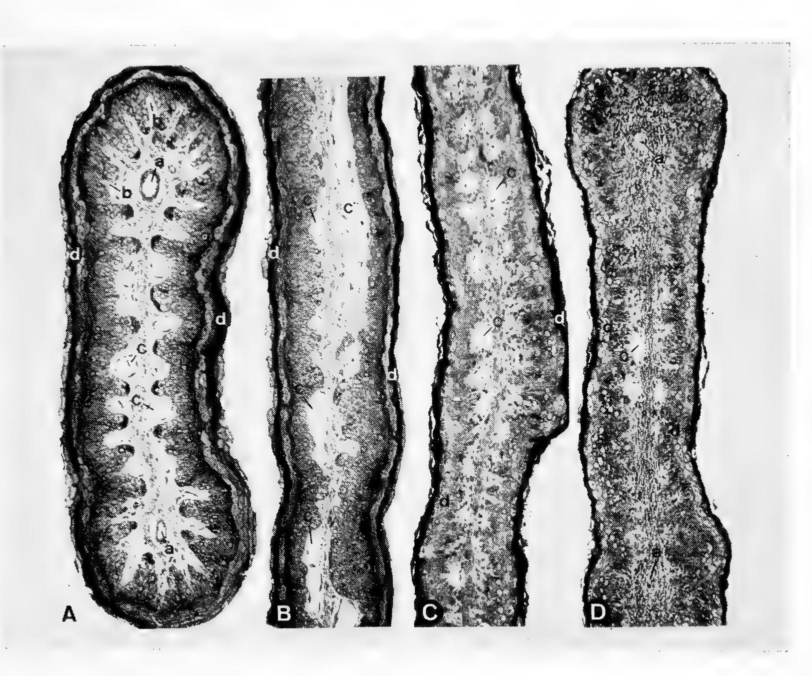


Abb. 14. Pansenzotten im Querschnitt (Semidünnschnitte; Photomikrographien). A = Zotte von der dorsalen Pansenwand eines Rehbocks (Sommeräsung; Vergr. 102 ×); B = Zotte aus dem ventralen Blindsack eines Rehbocks (Sommeräsung; Vergr. 86 ×); C = breite Zotte, Mittelteil, aus dem Atrium ruminis eines Alttieres (Winteräsung; Vergr. 86 ×); D = schmale Zotte aus dem Atrium ruminis eines Alttieres (Winteräsung; Vergr. 86 ×); a = Randarteriolen; b = Randkapillaren; c = Resorptionsvenolen; c' = sinusoide Venole; d = Barrierenschicht des Epithels

dann riesige, sinusoide Bluträume und verursachen eine starke Asymmetrie dieser Zotten (Abb. 16/B). Das diesen Bindegewebs- und Gefäßapparat bedeckende, resorptionsfähige Epithel ist in jahreszeitlich wechselnder Stärke verhornt. Jede der klassischen Epithelschichten besteht nur aus einer Zellage; die senkrecht zur Basalmembran orientierten Basalzellen bilden Epithel-Zapfen und kurze Leisten, die mit den gefäßhaltigen Bindegewebspapillen alternieren. Dadurch wird die effektive Dicke des Epithels um mehr als die Hälfte verringert. Zwischen den Randkapillaren sind die Epithelzapfen besonders dünn (Abb. 15). Die Basalzellen mit ihren weiten Inter-

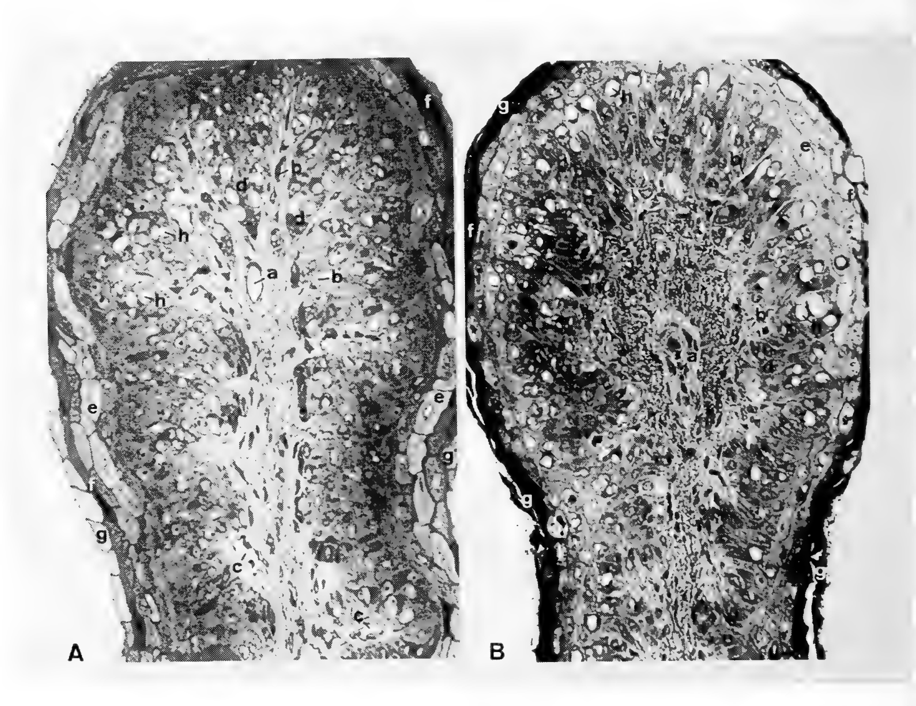


Abb. 15. Randgebiet von Pansenzotten im Querschnitt (Semidünnschnitte; Photomikrographien). A = aus dem dorsalen Blindsack eines Rehbocks (Vergr. 215×); B = aus dem Atrium ruminis eines Alttieres (Vergr. 215×); a = Randarteriole; b = Randkapillaren; c = Resorptionsvenolen; d = Epithelzapfen des Stratum basale; e = Str. granulosum (1. Quellung); f = Barrierenschicht; g = Str. corneum; g' = Ballonzellen (2. Quellung); h = paranukleäre Vesikel

zellularräumen sind außerdem radiär auf die dünnwandigen Venolen ausgerichtet. Bereits im Stratum granulosum, wo die erste Quellung nach Hauser (1929) fast regelmäßig beobachtet werden kann, sind die Zellen querorientiert (Abb. 16/A). Das Stratum corneum zeigt tierartliche und jahreszeitliche Unterschiede. Bei beiden Arten ist die Zottenkante durch Hornschuppen stets stärker geschützt als die Zottenspreite, wo besonders beim ROW unter einem Regime natürlicher Winteräsung mehrere Lagen flacher Hornschuppen (ohne zweite Quellung) festzustellen sind (Abb. 15/B, 16/A). In der Sommeräsungsperiode sind beim ROW meist, beim REW regelmäßig große Ballonzellen (oft aufgeplatzt) als oberflächliche Zellage anzutreffen (Abb. 15/A, 16/B). Die Barriereschicht bei Resorptionszotten mit dieser „parakeratotischen" Epithelveränderung ist an zahlreichen Stellen so stark attenuiert, daß sie mikroskopisch kaum wahrnehmbar ist.

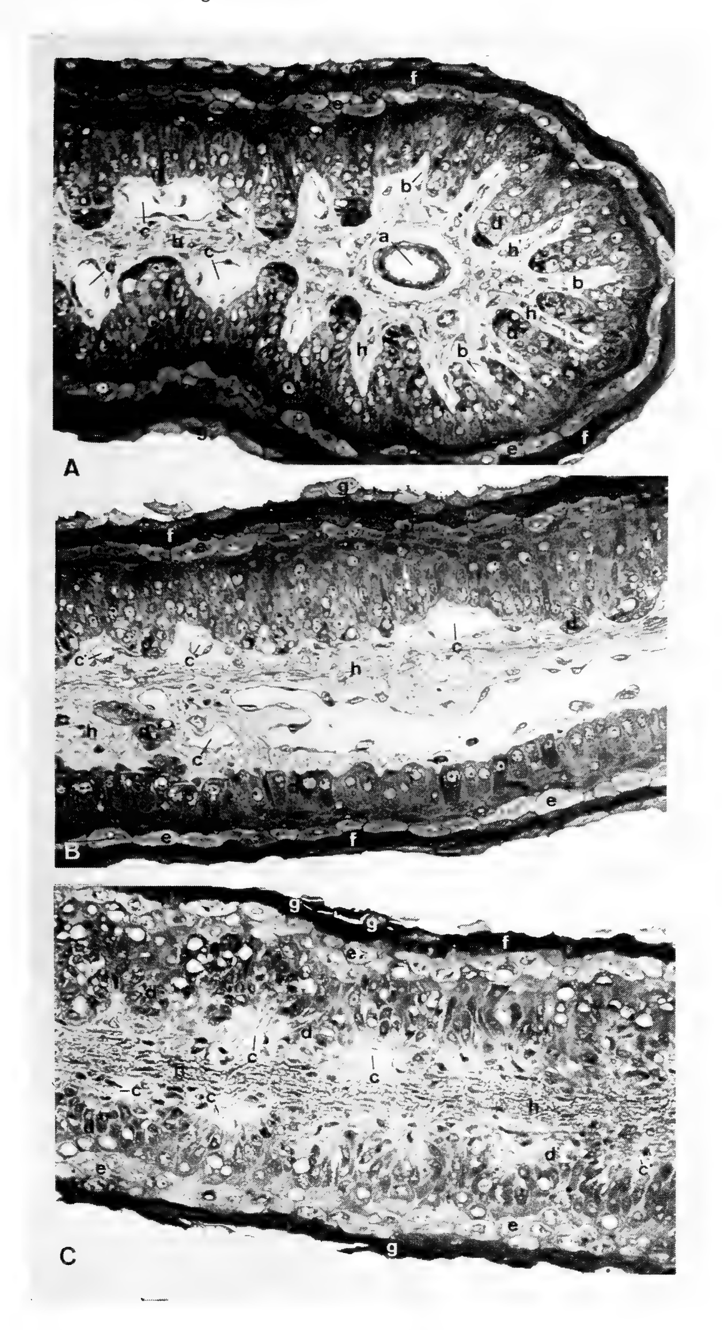


Abb. 16. Resorptionsepithel — Gefäßbeziehungen in Pansenzotten (Semidünnschnitte; Photomikrographien). A = Lateralkante einer Zotte von der dorsalen Pansenwand eines Rehbocks (Vergr. 215 ×); B = Mittelteil (Breitseite) einer Zotte aus dem ventralen Blindsack eines Rehbocks (Vergr. 215 ×); C = Mittelteil (Breitseite) einer Zotte aus dem Atrium ruminis eines Alttieres (Vergr. 215 ×); a = Randarteriole; b = Randkapillaren; c = Resorptionsvenolen; c' = Resorptionskapillaren; d = Epithelzapfen des Stratum basale; d' = Str. basale; e = Str. granulosum; f = Barrierenschicht; g = Str. corneum; g' = Ballonzellen; h = Propria-Bindegewebe; h' = Mikropapillen

4.2. Reticulum

Die niedrigen Leisten des Netzmagens sind bei beiden Arten mit einer kräftigen Muskulatur ausgestattet, die den freien Rand balkenförmig verbreitert. Das Propriabindegewebe sendet dem generell dickeren, mehrschichtigen Epithel lange, fingerförmige Mikropapillen entgegen. Auch im interpapillären Bereich, auf und zwischen den Leisten, ist das Epithel stärker verhornt, zeigt jedoch auch in wechselnder Menge Ballonzellen. Am freien Rand der Leisten und auf den Spitzen der kegelförmigen Papillen sitzen zahlreiche dichte Lagen von Hornschuppen.

4.3. Omasum

Die Schleimhaut des Blättermagens ist beim REW meist um einige Zellagen dicker als beim ROW. Die Verhornung ist beim REW nicht nur auf den krallenförmigen Papillen ausgedehnter als auf den stumpfen Papillen des ROW, auch das interpapilläre Epithel geht beim REW oberflächlich stärker in Hornschuppen über. Beim ROW ist die dünne interpapilläre Schleimhaut häufig von Ballonzellen bzw. aufgeplatzten Hornzellen bedeckt. Das Propriabindegewebe bildet einen Mikropapillarkörper aus, der dem blattförmiger Pansenzotten ähnelt. Die dünnen, oft sehr hohen Epithelzapfen alternieren aber meist mit Kapillaren, weniger häufig mit Venolen, die in schlanken Bindegewebspapillen liegen.

5. Diskussion

Die vergleichende Untersuchung der Schleimhaut der Vormägen von zwei der häufigsten Cervidenarten zeigt in allen Einzelheiten, daß in Entsprechung der Befunde bei den ostafrikanischen Wildwiederkäuern mit ähnlich unterschiedlicher Ernährungsweise auch hier nicht mehr undifferenziert von Wiederkäuern schlechthin gesprochen werden kann.

Zahlreiche Einzeluntersuchungen des Ernährungsverhaltens der beiden untersuchten Cervidenarten ergaben, daß das Rehwild dort, wo es ungestört leben kann, in mehreren kürzeren Äsungsperioden (nach Klötzli 1965 sind es 8 — 11) ausgesprochen selektiv eine große Zahl verschiedener Pflanzen aufnimmt, unter denen die leicht verdaulichen, nährstoffreichen Arten bzw. Pflanzenteile überwiegen, die verholzten oder faserreichen dagegen oft fehlen können. Das geht vor allem aus den Angaben von Melichar (1954), Esser (1958), Koller (1961), Ueckermann (1964), Siuda et al. (1969), Drozdz und Osiecki (1973) sowie Al-Kittani (1973) hervor. Der letztere Autor weist auf den „ersatzweisen“ Strauch- und Baumverbiß (Naturverjüngung!) der Rehe im Winter hin, während sie reines Grasheu verschmähen. Die Arbeiten von Brüggemann, Giesecke und Walser-Kärst (1963, 1967) sowie Vergleichsuntersuchungen von Prins und Geelen (1971) charakterisieren die Rehwildverdauung biochemisch durch eine hohe amylolytische Vergärungsrate, das Rotwild dagegen als zellulolytischen Fermentationstyp, während Wertheim (1934) schon die geringe Menge von Infusorien im Rehmagen auffiel. Eine umfassende biochemische Differenzierung beider Wildarten wird von U. Brüggemann (1967) gegeben. Wie noch andauernde Untersuchungen zeigen, wird die hohe Fermentationsrate beim REW durch außergewöhnlich große Speicheldrüsen ergänzt, wie sie ebenfalls für den Ernährungstyp der Konzentratselektierer typisch sind (Hofmann 1973).

Die makro-anatomischen Merkmale des Rehwildes als Vertreter dieses Ernährungstyps wurden bereits früher dargelegt (Hofmann und Geiger 1974). Die vorliegende Untersuchung ergibt, daß dem REW in seinem relativ kleinen Pansen eine große

Resorptionsfläche (nach raschem Proteinabbau) scheinbar gleichmäßig verteilter Zotten zur Verfügung steht. Die Breite der Zotten zeigt im gesamten Pansen keinerlei signifikante Unterschiede. Diese beziehen sich im wesentlichen auf die Zottenlänge, weniger auf die Zahl der Zotten in den verschiedenen Pansenregionen. Auf die Unterschiede dieser Ergebnisse zu den Zottenbefunden von LANGER (1974) wird an anderer Stelle eingegangen (KÖNIG et al., im Druck).

Die rasche Futterpassage, durch häufiges Äsen und intermittierendes Wiederkauen auch im Äsungsverhalten des REW erkennbar, manifestiert sich morphologisch vor allem durch die relativ großen Öffnungen innerhalb der Vormägen bzw. durch das Fehlen von Verzögerungsmechanismen, wie sie beim ROW dagegen deutlich ausgeprägt sind. Die „ursprüngliche" Form (HOFMANN 1969) des Rehmagens bestätigt sich auch in der geringen Differenzierung des kleinen Blättermagens. Die wenigen, muskelstarken Blätter dieses „Überleitungsorgans" (Saug- und Druckpumpe) sind ähnlich wie die entsprechender afrikanischer Antilopenarten dicht mit Krallenpapillen besetzt, die die Reusenfunktion des Organs deutlich machen (HOFMANN 1968). Bei den Zahlenangaben über die Blätter im Omasum sollten die funktionellen Gegebenheiten zugrunde gelegt werden; daraus ergibt sich, daß LANGER (1973) beim Rehwild von drei, beim Rotwild von vier Blattgrößen spricht, während wir die teilweise sehr niedrigen Schleimhautfalten, denen stets das Muskelgewebe fehlt, nicht als Laminae omasi ansehen können.

Das Rehwild verursacht durch sein auch anatomisch eindeutig charakterisiertes Äsungsverhalten als Konzentrat-Selektierer nur bei zu großer Wilddichte Forstschaden (v. a. durch den Verbiß junger Pflanzen und Knospen). Dagegen wirkt sich der größere Bedarf des Rotwildes nach langsam fermentierender Rohfaser dort besonders negativ aus, wo geeignete Äsungspflanzen in ausreichender Menge fehlen. Die Vormägen dieses Herdentieres aus dem Steppenrandgebiet sind ähnlich wie beim Impala (HOFMANN 1973) als Intermediärtyp (Mischäser) mit eindeutiger Tendenz zum Rauhfutterfresser (Grasfresser) anzusprechen.

Differenzierte Angaben zur Äsungszusammensetzung dieser Wildart stammen u. a. von MELICHAR (1954), HÄRTEL et al. (1960), UECKERMANN (1964), DZIEKOLOWSKI (1969), ONDERSCHEKA und KUTZER (1971), aus denen der jahreszeitliche Wechsel in der Äsungszusammensetzung, stets aber auch der hohe Faseranteil in der Mischäsung (meist über 80 %) hervorgeht. Die Bedeutung einer ausgewogenen Mischäsung für das Rotwild geht auch aus den ernährungsphysiologischen Vergleichs-Untersuchungen von MALOIY, KAY und GOODALL (1970) an Rotwild und Schafen hervor; das Schaf als Grasfresser ist bei gleicher Fütterung deutlich vom Intermediärtyp Rotwild zu unterscheiden.

Der Pansen des Rotwildes nimmt zwischen Reh und Schaf bzw. Rind eine Mittelstellung ein in relativer Kapazität und Unterteilung, wobei die Anlage von drei Blindsäcken als eine Variation zu den der Futterverzögerung im Sinne langsamer zellulolytischer Fermentation dienenden Strukturen angesehen wird, die die echten Hirsche auszeichnet. Die tieferen Haubenzellen (Separationsmechanismus zum Festhalten grober Futterteile) und das größere, blätterreichere Omasum stellen eindeutige morphologische Grundlagen für die vorzugsweise Verdauung von faserreicher Nahrung dar. Die Resorptionsfähigkeit des Blättermagenepithels zeigt sich auch im histologischen Bild.

Darüber hinaus zeigt der Rotwildpansen mit seiner ungleichmäßigen Zottenverteilung (in bezug auf Länge und Breite) primär eine Anpassung an die Schichtung der Pflanzenteile nach längeren Äsungsperioden, wie sie für diesen Äsungstyp und die Grasfresser typisch ist; denn die Schleimhautgebiete mit dem größten OVF liegen in mittlerer Höhe des Organs, während Dorsal- und Ventralregion die charakteristischen Reduktionserscheinungen zeigen. Die hier ähnlich wie beim Impala (HOF-

MANN 1973) beobachteten jahreszeitlich bedingten adaptiven Veränderungen des Zottenbesatzes, deren Extreme histologisch belegt sind, sollen an anderer Stelle ausführlicher besprochen werden.

Für das praktische Problem der Wildäsung und Wildfütterung ergibt sich aus diesen Ergebnissen, daß eine Gleichsetzung der beiden Wildarten, wie sie u. a. in dem Begriff „Schalenwildeinheit“ erfolgt, den anatomisch-physiologischen wie den genetisch-ethologischen Voraussetzungen zuwiderläuft und einer Korrektur bedarf.

Zusammenfassung

Nach einer Übersicht der äußeren Merkmale werden die Innenstrukturen der drei Vormägen von 20 Stück Rehwild und 12 Stück Rotwild, insbesondere deren Schleimhaut makroskopisch und mikroskopisch beschrieben. Dabei werden Übereinstimmungen und Entsprechungen mit der Magen-Morphologie der Hauswiederkäuer, insbesondere aber der ostafrikanischen Wildwiederkäuer aufgezeigt, die eine Zuordnung des Rehwildes zum Ernährungstyp der Konzentrat-Selektierer, des Rotwildes zum intermediären Ernährungstyp (Mischäser) mit deutlicher Tendenz zum Grasfresser ergeben. Messungen an der Pansenschleimhaut, die mit Hilfe statistischer Methoden ausgewertet und abgesichert wurden, belegen die morphologischen Befunde. Auf die biologische Bedeutung dieser Zuordnung für die Futterwahl bzw. die Fütterung dieser weitverbreiteten Wildarten wird hingewiesen.

Summary

Comparative anatomical investigations of the forestomach mucosa of roe deer (Capreolus capreolus) and red deer (Cervus elaphus)

A survey of the external anatomical features of the three forestomachs of 20 roe deer and 12 red deer is followed by a macroscopic and microscopic description of the internal stomach structures, especially the mucosa. Similarities and analogies in comparison with the stomach morphology of the domestic ruminants, even more so of the East African game ruminants are shown which allow a classification of roe deer within the feeding types as concentrate selector, of red deer as intermediate type (mixed feeder) with a marked tendency to the grass-eaters. Measurements of the ruminal mucosa which were analysed statistically, support these morphological findings. The biological importance of this classification for the feeding of these widely distributed game species is emphasized.

Literatur

AL-KITTANI, M.-M. (1973): Äsungsbiologische Untersuchungen in drei österreichischen Wildrevieren als eine Grundlage für die Ableitung tragbarer Wilddichten. Diss. med. vet., Wien.

BRÜGGEMANN, U. (1967): Untersuchungen über den Stickstoff-Stoffwechsel im Panseninhalt von Rotwild und Rehwild. Diss. München.

BRÜGGEMANN, J.; GIESECKE, D.; WALSER-KÄRST, K. (1963): Untersuchungen am Panseninhalt von Reh- und Rotwild. 6th Congr. Int. Union Game Biol., Bournemouth, England.

— (1967): Beiträge zur Wildbiologie und vergleichenden Tierphysiologie. II. Mikroorganismen im Pansen von Rothirsch *(Cervus elaphus)* und Reh *(Capreolus capreolus)*. Z. Tierphysiol., Tierernähr. u. Futtermittelkde. **23**, 143—151.

BUBENIK, A. (1959): Grundlagen der Wildernährung. Berlin: Dt. Bauernverlag.

DROZDZ, A.; OSIECKI A. (1973): Intake and Digestibility of Natural Feeds by Roe-deer. Acta Theriologica **18**, 81—91.

DZIECIOLOWSKI, R. (1969): The Quantity, Quality and Seasonal Variation of Food Resources available to Red Deer in Various Environmental conditions of Forest Management. Warsaw.

— (1970): Foods of the Red Deer as Determined by Rumen Content Analyses. Acta Theriologica **15**, 89—110.

GILL, J.; JACZEWSKI, Z. (1958): Kapazität der verschiedenen Teile des Verdauungsapparates des Rothirsches *(Cervus elaphus* L.). *J. Jagdwiss.* **4**, 168—171.

HÄRTEL, O.; KENDA, G.; THALER, I. (1960/61): Botanische Untersuchungen des Panseninhaltes vom Rotwild in der Steiermark. Jb. d. Österreich. Arbeitskreises f. Wildtierforsch.

HAUSER, H. (1929): Über interessante Erscheinungen am Epithel der Wiederkäuervormägen. Vet. Med., Diss. Bern.

HOFMANN, R. (1968): Comparison of the rumen and omasum structure in East African ruminants in relation to their feeding habits. Symp. Zool. Soc. London **21**, 179—194.

— (1969): Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion. Berlin und Hamburg: Paul Parey. Zbl. Vet. Med., Beih. 10.

— (1973): The Ruminant Stomach. East African Monographs in Biology. **2.** Nairobi: E. A. Lit. Bureau.

HOFMANN, R.; GEIGER, G. (1974): Zur topographischen und funktionellen Anatomie der Viscera abdominis des Rehes *(Capreolus capreolus* L.). Anat., Histol., Embryol. **3**, 63—84.

ITO, S.; KARNOVSKY, M. J. (1968): Formaldehyde — glutaraldehyde fixatives containing trinitro compounds. J. Cell Biol. **39**, 168a—169a.

KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung. Bern: Hans Huber.

KOLLER, D. (1961): Untersuchungen über den Panseninhalt des Rehwildes zum Verbiß- und Schälproblem. St. Hubertus **10/12**, 1—12.

LANGER, P. (1973): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen der Artiodactyla (OWEN 1848). II. Untersuchungen am Magen der Tylopoda und Ruminantia. Gegenbaurs Morph. Jb. **119**, 633—695.

— (1974): Oberflächenmessungen an der Innenauskleidung des Ruminoreticulums von Rehwild *(Capreolus capreolus)* und Damwild *(Cervus dama)*. Z. Säugetierkunde **39**, 168—190.

MALOIY, G. M. O.; KAY, R. N. B.; GOODALL, E. D. (1970): Digestion and nitrogen metabolism in sheep and red deer given large or small amounts of water and protein. Br. J. Nutr. **24**, 843.

MARTIN, P.; SCHAUDER, W. (1938): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere III. 3. Aufl. Stuttgart: Schickhard u. Ebner.

MELICHAR, J. (1954): Einige Ergebnisse der Panseninhalte bei Cerviden. Práce vyzkumných ústavu lesnických v CSR, Sv. **7**, 79—95.

ONDERSCHEKA, K.; KUTZER, E. (1971): Neue Gesichtspunkte in der Beurteilung der Rotwildäsung aufgrund von Pansenuntersuchungen. Proc. Wiss. Konf. Jagdausstellung Budapest, Sekt. I.

PRINS, R. A.; GEELEN, M. J. H. (1971): Rumen characteristics of red deer, fallow deer, and roe deer. J. Wildl. Mgmt. **35**, 673—680.

SCHNORR, B.; VOLLMERHAUS, B. (1968): Das Blutgefäßsystem des Pansens von Rind und Ziege. IV. Mitteilung zur funktionellen Morphologie der Vormägen der Hauswiederkäuer. Zbl. Vet. Med. A, **15**, 799—828.

SCHNORR, B. (1970): Funktionelle Morphologie der Vormägen der Ziege aufgrund histochemischer, elektronenmikroskopischer und gefäßkorrosionsanatomischer Untersuchungen. Habil. Schrift, Gießen.

SIUDA, A.; ZUROWSKI, W.; SIUDA, H. (1969): The food of the roe deer. Acta Theriologica **14**, 18.

UECKERMANN, E. (1964): Die Fütterung des Schalenwildes. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

WERTHEIM, P. (1934): Über die Beschaffenheit der Infusorienmagenfauna von *Capreolus capreolus* L. Zool. Anz. **106**, 67.

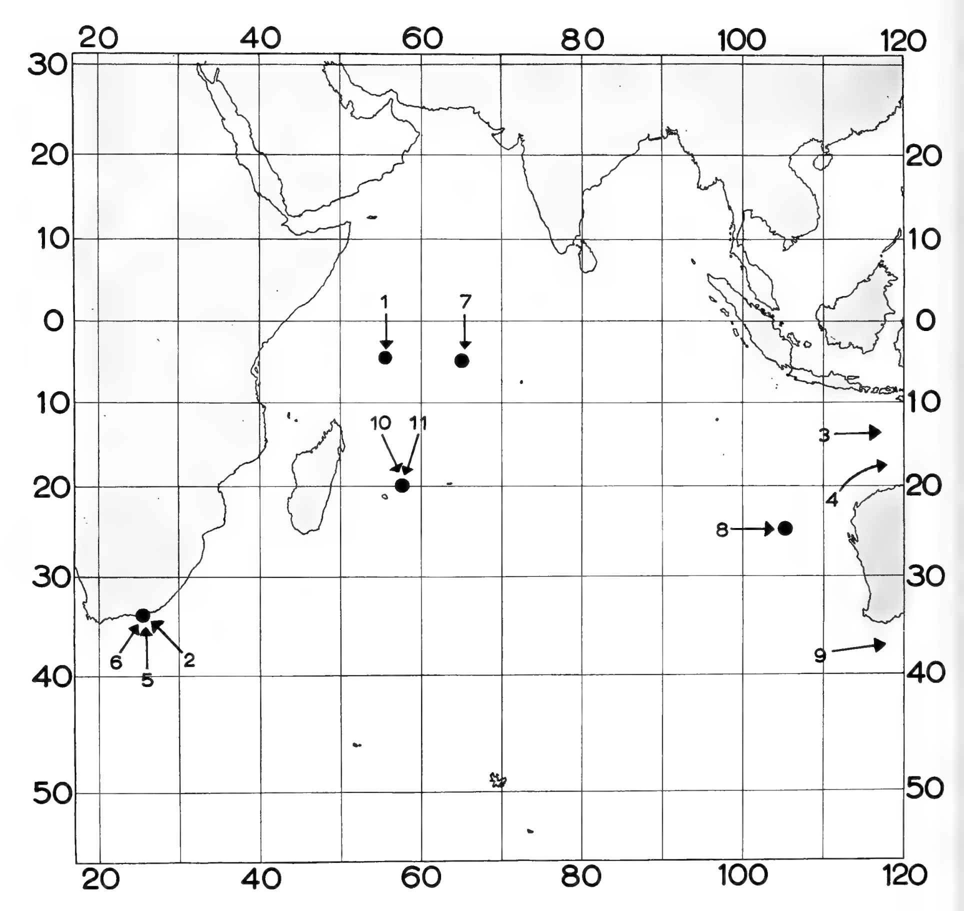
Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. R. R. HOFMANN und Dr. G. GEIGER, Vet. Anatomisches Institut, D-6300 Gießen, Frankfurter Straße 98; Prof. Dr. R. KÖNIG, Fachbereich Psychologie, D-6300 Gießen, Rathenaustraße 17, Haus F 1.

On two strandings of the Beaked Whale *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817) on Mauritius

By C. Michel and P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 5. 6. 1975

On August 8, 1969, a Beaked Whale was washed ashore at Trou aux Biches, on the Northwest coast of the Island of Mauritius. The overall length of the specimen along the back was 429 cm. The distance between the tip of the tail and the vent was 102 cm;



Published strandings and captures of *Mesoplodon densirostris* in the Indian Ocean and adjacent waters. Localities (see also the text of the article): 1, Seychelles; 2, Algoa Bay, South Africa; 3, Southeastern New Guinea; 4, Yeppoon, Queensland, Australia; 5, Shelley Beach, South Africa; 6, Jeffreys Bay, South Africa; 7, capture at 5° S, 65° E; 8, capture at 24°40' S, 105°35' E; 9, Tasmania, Australia, and 10 and 11 strandings on Mauritius reported in this paper.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 194—196

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden ZSAEA7

from the tip of the tail to the genital orifice the distance was 137 cm. The last two measurements were taken from the posterior borders of the openings. Tip of snout to the beginning of the dorsal fin 241 cm. Distance from the tip of the snout to the eye was 65 cm and the length of the pectoral fin was 52 cm.

Another Beaked Whale was found at Tombeau Bay (somewhat more to the South of Trou aux Biches) in Mauritius on February 22, 1973. Of this specimen no measurements were taken as it was already partly cut up when the first author saw it. Unluckily osteological material from neither of the two animals could be preserved.

Both cetaceans were identified as specimens of the species *Mesoplodon densirostris* (de Blainville, 1817) by the presence of massive lower jaws anteriorly embracing the flatter upper ones (see in relation to this character e. g. the photograph published by Pringle 1963). The lower jaw of the Tombeau Bay specimen was much less massive than that of the Trou aux Biches one. This is probably related to age. From the development of the lower jaws it follows that both cetaceans were males; this was also evident from the measurements (distance between the anal and genital apertures) of the first stranded specimen.

The two strandings of Blainville's Beaked Whale on Mauritius raise the number of published strandings and captures of the species in the Indian Ocean and adjacent waters to eleven (see map). The first skull known from the area came from the Seychelles and was sent to the Paris museum by Mr. Leduc in 1839 (Gray 1846). In 1872, C. Westendorp presented a rostrum found near Algoa Bay, South Africa, to the Royal College of Surgeons in London (Raven 1942). The Italian traveller Lamberto Loria, who went on expedition in the periods 1889—1890 and 1891—1896, brought back a skull of *M. densirostris* from "Nuova Guinea Britannica" (South-eastern New Guinea) (Arbocco 1968/69). Then comes the skull from Yeppoon (23°05′ S, 150°42′ E) near Rockhampton, Australia, described by Longman (1926). Pringle (1963) published a note on two Blainville's Beaked Whales stranded at Shelley Beach near Cape Receife (34°02′ S, 25°42′ E) and Jeffreys Bay (34°05′ S, 24°55′ E) respectively. The New Zealand cetologist McCann (1963, 1964) reported on two specimens caught by Japanese fishermen at 5° S, 65° E and at 24°40′ S, 105°35′ E. A stranding in Tasmania (40°50′ S, 144°40′ E) was recorded by Guiler (1966).

With the exception perhaps of *Mesoplodon bidens* (Sowerby, 1804), strandings of Beaked Whales of the genus *Mesoplodon* occur rarely or are rarely reported. Although the number of records from the Indian Ocean and adjacent waters is still limited, it would appear that *Mesoplodon densirostris* is probably not a rare species in the mentioned area. This impression is reinforced by the fact that we recently learned from Dr. Graham J. B. Ross of the Port Elizabeth Museum that during the past five years six more specimens of Blainville's Beaked Whale stranded on the coasts of South Africa. Articles on these strandings will be published shortly. That much more males than females are known is probably related to the fact that males are much easier to identify than females. In the second paper by McCann (1964) the theory was evolved that reproduction of Blainville's Beaked Whales takes place near the Caribbean and that in the Indian Ocean only full-grown specimens would occur. In the absence of sufficient data we must reserve judgment.

Summary

The authors report on the strandings of two specimens of the Beaked Whale species *Mesoplodon densirostris* on the Island of Mauritius. At the same time they publish a review of the captures and strandings of Blainville's Beaked Whale in the Indian Ocean and adjacent waters.

Zusammenfassung

Über zwei Strandungen von Mesoplodon densirostris (de Blainville, 1817) auf Mauritius

Die Autoren berichten über zwei an der Insel Mauritius gestrandete Blainville-Zweizahnwale, *Mesoplodon densirostris,* und geben eine Übersicht aller bisherigen Fänge und Strandungen dieser Art im Indischen Ozean und in angrenzenden Gewässern.

References

Arbocco, G. (1968/69): I Pinnipedia, Cetacei e Sirenii del Museo di Storia Naturale di Genova. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria **77**, 658—670.

Barnard, K. H. (1954): A Guide Book to South African Whales and Dolphins. 1—33. Capetown: South African Museum.

Gray, J. E. (1846): On the cetaceous animals. In Richardson, J., Gray, J. E. (Eds.): The Zoology of the Voyage of H.M.S. Erebus and Terror . . . 1839 to 1843, **1**, 13—53.

Guiler, E. R. (1966): A stranding of *Mesoplodon densirostris* in Tasmania. J. Mammalogy **47**, 327.

Longman, H. A. (1926): New records of Cetacea, with a list of Queensland species. Mem. Queensland Mus. **8**, 266—278.

McCann, Ch. (1963): Occurrence of Blainville's Beaked-Whale *(Mesoplodon densirostris* [Blainville]) in the Indian Ocean. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **60**, 727—730.

— (1964): A further record of Blainville's Beaked-Whale, *Mesoplodon densirostris* (Blainville), from the Indian Ocean: Cetacea. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **61**, 179—181.

McCann, Ch., Talbot, F. H. (1963/64): The occurrence of True's Beaked Whale *(Mesoplodon mirus* True) in South African waters, with a key to South African species of the genus. Proc. Linn. Soc. Lond. **175**, 137—144.

Pringle, J. A. (1963): Two specimens of the Beaked Whale *Mesoplodon densirostris* (Blainville) washed ashore near Port Elizabeth, South Africa. Ann. Cape Prov., Mus. **3**, 61—63.

Raven, H. C. (1942): On the structure of *Mesoplodon densirostris,* a rare Beaked Whale. Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **80**, 23—50.

Authors' addresses: C. Michel, The Mauritius Institute, P.O.Box 54, Port Louis, Mauritius.
Dr. P. J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology (Zool. Museum), Univ. of Amsterdam, Plantage Middenlaan 53, NL-1004 Amsterdam

BUCHBESPRECHUNGEN

Jerison, H. J.: **Evolution of the Brain and Intelligence.** New York: Academic Press 1973. 482 S., zahlr. Tab. u. Abb., $ 27.—.

Hinter dem ansprechenden Titel dieses Buches verbirgt sich eine Abhandlung über stammesgeschichtliche Hirngrößenänderungen bei Vertebraten. Sieht man von der anzuzweifelnden Bewertung der Hirngröße als Maß für Intelligenz bei Tieren ab, so bleiben einige interessante Befunde, die zum größten Teil vom Autor bereits vorher in mehreren Publikationen mitgeteilt wurden. Die Hirngrößenvergleiche werden auf der Basis der Körpergewichte durchgeführt, aber die sonst übliche allometrische Methode wird nur diskutiert, soweit sie als Ausgangspunkt des Vergleichs eine gewisse Bedeutung hat. Zur Anwendung kommt eine Abwandlung, die Methode der sog. Polygone. Hirn- und Körpergewichte von mehreren Arten werden in ein doppelt logarithmisches Koordinatensystem abgetragen, und die extremen Punkte der Arten einer Wirbeltierklasse werden gradlinig miteinander verbunden. Dadurch entstehen für jede Klasse der verschiedenen Erdzeiten Polygone, welche sich im Vergleich mit-

einander decken, überlagern oder deutlich voneinander trennen. Aus solchen Gegenüberstellungen ergeben sich bei rezenten Wirbeltieren nur zwei Gruppen mit deutlich unterschiedlicher Hirngröße. Säugetiere und Vögel sind untereinander nicht verschieden und haben größere Hirne als die Gruppe mit Reptilien, Amphibien und Knochenfischen. Werden Daten fossiler Formen einbezogen, so sind Hirngrößenzunahmen in allen Klassen während der Phylogenese nachweisbar. Im wesentlichen neu sind die Angaben über südamerikanische Ungulaten aus dem Tertiär. Diese haben nicht den gleichen Grad der Hirnausbildung erreicht wie die nordamerikanischen Verwandten. Sie konnten sich in dieser Epoche zumeist in Isolation entfalten und hatten sich mit Räubern aus der primitiveren Gruppe der Beuteltiere in stärkerem Maße auseinanderzusetzen als mit höher entwickelten Angehörigen der Ordnung Carnivora.

So bestechend diese und andere Resultate auch erscheinen mögen, insgesamt ergeben sich mehrere Ansätze der Kritik. Insbesondere fällt auf, daß der Autor die Polygone der rezenten Wirbeltiere an altem Datenmatrial aus hauptsächlich einer Studie erstellt. Neuere Untersuchungen sind kaum erwähnt, und es entsteht der Eindruck alter Daten in neuerem Gewand. Auch die Abschätzungen von Körpergewichten fossiler Formen mit Hilfe mehrerer Skelettmaße und die Ermittlungen von Hirngewichten an Endokranialausgüssen erscheinen recht grob. Die Problematik, ob Hirngröße und Hirnschädelvolumen identisch sind wird für alle Wirbeltierklassen erörtert. Insbesondere bei niederen Vertebraten wird als extremes Beispiel *Latimeria* genannt, mit einem Hirngewicht von 3 g gegenüber einem Hirnschädelvolumen von 300 ml. Da ferner bei Reptilien die Hirnschädelausgüsse in der Regel zweimal so groß sind wie das Hirn selbst wird für fossile Arten ½ Ausgußgewicht als Hirngewicht berechnet, ausgenommen bei fliegenden Formen, da hier der Hirnschädelraum in Anpassung an den Flug reduziert ist. Bei Säugetieren und Vögeln wird davon ausgegangen, daß Hirnschädelkapazität und Hirngröße identisch sind.

Zusammenfassend zeichnet sich das Buch durch eine flüssige Form der Darstellung aus, die jedoch nicht immer frei von Wiederholungen ist. Es ist dem Autoren aber eine großzügige Abhandlung des Themas anzulasten, in der die Vielfalt allein der rezenten Arten in ihren systematischen Gruppen kaum Berücksichtigung findet. D. Kruska, Hannover

De Beer, Bouliere, Carlisle, Carthy, Driver, Healey, Wallwork, Whitelead (Hrsg.): **Holles Tierenzyklopädie.** Bd. II—VI. Baden-Baden: Holle Verlag 1973/75. Zahlr. Farbphot. u. Zeichn. Je Bd. 88,– DM.

Mit dem Erscheinen dieser Bände liegt nunmehr das Gesamtwerk Holles Tierenzyklopädie vor. Sie halten was der 1. Bd. bereits versprach (Z. Säugetierkunde **38**, 383). Kennzeichnende Stichworte aus Palaeontologie, Systematik, Anatomie, Morphologie, Genetik, Embryologie, Physiologie, Biochemie, Parasitologie, Ökologie und Ethologie sind in alphabetischer Reihenfolge geordnet und in kurzer, prägnanter Weise erläutert. Neben dieser gut verständlichen Information gewinnen die Bände durch die zahlreichen und schönen farbigen Abbildungen von Wirbellosen und Wirbeltieren. Auch eindrucksvolle schematische Darstellungen über Baupläne, Organe, physiologische Abläufe, ökologische Systeme u. a. m. tragen zum besseren Verständnis bei. Eine Anschaffung kann empfohlen werden, zumal der Preis gemessen an der Ausstattung des Werkes günstig erscheint. D. Kruska, Hannover

Hsu, T. C.; Benirschke, K.: **An Atlas of Mammalian Chromosomes.** Vol. 8. Berlin – Heidelberg – New York: Springer 1974. XXXIX, 211 p., 50 plates, looseleaf boxed 19,80 US-$, 48,60 DM.

Von dem Chromosomen-Atlas liegt nunmehr der 8. Band vor. Wiederum werden Arten aus allen Tiergruppen in ihrem Chromosomenbestande beschrieben. Der Kreis reicht von den Beuteltieren bis zu den Primaten. In der bewährten Weise sind die Daten und Abbildungen zusammengestellt. Es ergibt sich ein vielfältiges Bild, welches der Forschung viele wichtige Anregung gibt. W. Herre, Kiel

Herre, W.; Röhrs, M.: **Haustiere — zoologisch gesehen.** Stuttgart: G. Fischer Verlag 1973. 240 S. 12,80 DM.

Zwei anerkannte Fachleute referieren hier die überaus reichhaltige Literatur der Domestikationsforschung und bewerten sie auf der Grundlage ihrer eigenen, jahrzehntelangen Arbeit

auf diesem Gebiet. Daraus entstand eine aktuelle Darstellung des gegenwärtigen Wissensstandes, die zudem noch in einer sehr preiswerten Taschenbuchausgabe vorgelegt wurde. Die Domestikation wird hier primär als zoologisches Experiment betrachtet, das Einblicke in wesentliche Probleme der Evolutionsforschung bietet. Dabei werden aber auch die ganz spezifischen kulturhistorischen Aspekte nicht übersehen; dies wird besonders deutlich, wenn der Begriff der Domestikation genetisch und funktionell gegen die Symbiose abgegrenzt wird. Die rein zoologischen Aspekte der Domestikation basieren auf den modernen Prinzipien der Populationsgenetik und der „Neuen Systematik". Die wichtige Frage der Stammarten der verschiedenen Haustiere wird nach dem neuesten Wissensstand diskutiert, wobei die Autoren großenteils auf eigene Resultate, oder doch solche der „Kieler Schule" verweisen können. Die Erörterung der verschiedenen Einflüsse der Domestikation auf die Morphologie und Physiologie der betroffenen Formen belegt die enorme Breite und Übersicht der Problemstellungen. Die Lektüre dieses Bändchens sollte jedem Zoologen zur Pflicht gemacht werden; sie wäre sicherlich geeignet manche Einseitigkeit und manches Vorurteil zu beseitigen, die aus bestimmten historischen Gründen in der deutschsprachigen Zoologie eingenistet sind.

W. Maier, Frankfurt a. M.

Knaus, W.; Schröder, W.: **Das Gamswild.** Naturgeschichte, Verhalten, Ökologie, Hege und Jagd, Krankheiten. 2. neubearb. Aufl. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 234 S., 135 Abb., 22 Tab., 56,— DM.

Nach einem kurzen Abriß der Stammesgeschichte behandeln die Verfasser zunächst einzelne anatomische Merkmale. Dabei werden u. a. die Alters- und jahreszeitliche Abhängigkeit von Körpergröße und -gewicht, bzw. Hornwachstum diskutiert. Zwei weitere Abschnitte berücksichtigen Verhaltensweisen, soziale Organisation und ökologische Faktoren wie Eintritt der Geschlechtsreife, Geschlechterverhältnis, Bestandsdynamik, Zusammensetzung der Nahrung sowie Standortwahl, Aktivität und Sterblichkeitsrate in Abhängigkeit von klimatischen Bedingungen. Auch die Folgen einer Einbürgerung von Gemsen aus jagdlichen Gründen in völlig fremde Biotopen werden wegen der verursachten ökologischen Schäden und des möglichen „Gründereffektes", solcher Populationen kritisch beleuchtet. Im Kapitel Hege bleibt u. a. die Problematik eines intensiven Tourismus, aber auch der Winterfütterung und einer Zuchtauswahl nach einzelnen Merkmalen nicht unberücksichtigt. Den Abschluß der Monographie bilden ein Kapitel über die Jagd, das der Nichtjäger sich erheblich kürzer wünschte, und von E. Kutzer ein Überblick über die Gemsenkrankheiten. Alles in allem aber eine erfreulich umfassende Monographie über dieses einzige in Mitteleuropa noch ziemlich ursprünglich lebende Huftier. J. Lange, Stuttgart

Neal, E.: **Der Dachs.** Mit einer Ergänzung „Der Dachs in Deutschland" von F. Goethe. BLV Wildbiologie. München: BLV Verlagsgesellschaft 1975. 153 S., 23 Abb., 8 Zeichn. 29,— DM.

Das vorliegende Buch ist die Übersetzung der ersten und bis heute einzigen umfassenden feldbiologischen Studie über den Dachs. Mehrere Jahre beobachtete der Verf. eine fest abgegrenzte Dachspopulation und konnte dabei wesentlich neue Erkenntnisse hinsichtlich der Geselligkeit, der Aktivitätsrhythmik, des Fortpflanzungszyklus und der Keimesentwicklung dieser Mustelidenart gewinnen.

Erfreulicherweise stellt der Verlag an das Ende dieser mit wissenschaftlicher Genauigkeit, aber auch interessant geschilderten Studie aus der Mitte der 40er Jahre ein Ergänzungskapitel, das die neueren Ergebnisse in der Erforschung des Verhaltens und der Ökologie des Dachses, besonders auch im deutschsprachigen Raum, berücksichtigt. J. Lange, Stuttgart

Lang, E. M.: **Das Zwergflußpferd.** Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen. Neue Brehm-Bücherei 481. 63 S., 34 Abb., 6,10 DM. Vertrieb: Neumann-Neudamm KG, Melsungen.

Nach einer kurzen Zusammenfassung der wenigen aus der Literatur bekannten Daten über die Entdeckungsgeschichte, die Verbreitung und den heutigen Bestand des Zwergflußpferdes, liefert der Verfasser detaillierte Angaben über die Haltung und Zucht dieser im Zoo noch immer nicht häufig gehaltenen Tierart. Die Erkenntnisse wurden an der äußerst erfolgreichen Basler Zwergflußpferdzucht gewonnen. Ausgezeichnete Photos illustrieren den kleinen Band, in dessen Anhang auch noch das Studbook veröffentlicht ist. J. Lange, Stuttgart

SCHALLER, G. B.: **The Serengeti Lion.** A Study of predator-prey relations. Chicago, London: The University of Chicago Press 1972. 480 pp.

Eine gründliche Untersuchung des Löwen nach modernem ethologischen Standard war lange überfällig; dies nicht allein deshalb, weil unser Wissen um die Biologie dieses Großraubtiers noch immer mit vielen mythischen Vorstellungen durchmischt ist, sondern vor allem, weil die Kenntnis der Dynamik der ostafrikanischen Großsäugerfauna Voraussetzung aller konservierenden Maßnahmen ist. Besonders erfreulich ist daher, daß sich ein so erfahrener Feldforscher wie G. B. SCHALLER dieser wichtigen Aufgabe angenommen hat. Von 1966 bis 1969 hielten sich SCHALLER und ein Mitarbeiterteam ununterbrochen in der Serengeti auf. Mehrere hundert Individuen wurden dabei genau kennengelernt und z. T. über längere Zeiträume kontinuierlich beobachtet. Aus der ökologischen Einheit von etwa 25 000 km^2 wurde eine Fläche von 3800 km^2 in der Umgebung von Seronera für eingehende Untersuchungen ausgewählt. Besonders intensiv studiert wurden zwei Sippen (prides) auf einer Fläche von ca. 250 km^2. Die reine Beobachtungszeit betrug 2900 Stunden.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Feliden ist der Löwe ein ausgesprochen sozial lebendes Tier; dementsprechend sind relativ komplexe Interaktionsmuster entwickelt. Es existieren zwei basale soziale Organisationsformen: die wichtigere bilden wohl die mehr oder weniger stationären Sippen (residential prides), die aus einigen arealtreuen Löwinnen, deren Jungen sowie einigen assoziierten Männchen bestehen; zum anderen kommen nomadische Tiere, vereinzelt oder in variablen kleinen Banden, vor, die aus den Sippen im jungadulten Alter ausgestoßen werden, sich in der Regel aber früher oder später in eine neue Sippe integrieren. Ein ausgesprochenes Revierverhalten scheint nicht entwickelt, wenn auch das Zentrum eines Areals einer einzelnen Sippe reserviert bleibt. Die Verteilungsdichte der Löwen ist natürlich weitgehend vom Nahrungsangebot abhängig; die gesamte ökologische Einheit umfaßt vermutlich 2000—2400 Löwen, was etwa einem Löwen pro 11 km^2 entspricht. Die Biomasse der Serengeti-Region beträgt nach SCHALLER etwa 4200 kg pro km^2; da Löwen durchschnittlich 5—7 kg Fleisch pro Tag verzehren, müssen die Löwen dieser Region pro Jahr 5000—6000 Tonnen Beute schlagen, was wiederum etwa 5 % der gesamten Biomasse ausmacht.

Die vorliegende Studie enthält weiterhin eine große Fülle von Daten zur Gruppenstruktur, zur intraspezifischen Kommunikation, zur Brutpflege etc. — neben wertvollen Beobachtungen über die Biologie und das Verhalten anderer Raubtiere sowie die Beutetiere. Im ganzen betrachtet, handelt es sich hier sicherlich um eine biologische Untersuchung von exemplarischem Rang, wenn auch verschiedentlich deutlich wird, daß zahlreiche Feststellungen durchaus nur regional gültig sind. Durch kurze Zusammenfassungen am Ende der einzelnen Kapitel würde die Rezeption dieses faszinierenden Buches sicherlich wesentlich erleichtert.

W. MAIER, Frankfurt a. M.

PRAKACH, I.; GHOSH, P. K. (Eds.): **Rodents in desert environments.** Monographiae Biologicae, vol. 28. The Hague: Dr. W. JUNK b. v. Publishers 1975. XVI, 624 pp., 195 figs., 90 tables, HFl. 180,—.

Nagetiere haben eine Fülle von Lebensformtypen hervorgebracht. Durch besondere schon im Habitus sichtbar werdende Anpassungserscheinungen zeichnen sich jene aus, deren Lebensraum die Steppen- und Wüstengebiete sind. Ihnen ist der vorliegende Band gewidmet. Er enthält zahlreiche Beiträge zu einer weitgesteckten Thematik, in deren Mittelpunkt allerdings die Ökologie und Biologie steppen- und wüstenbewohnender Formen steht. Behandelt werden auch Themen zur Physiologie und Ernährung, zum Verhalten und Faunenwandel und zur Populationsdynamik. Insgesamt liegen 23 Aufsätze namhafter Fachleute vor, die sich mit Nagetieren Irans, Afghanistans, Indiens, des Sudans, Australiens, Argentiniens, Nordamerikas und der UdSSR beschäftigen. Bevorzugte Untersuchungsobjekte sind Vertreter aus der Gruppe der Dipodidae (*Cardiocranius, Salpingotus, Allactaga* in zahlreichen Arten, *Dipus, Jaculus* u. a.), der Gerbillinae (*Meriones* in zahlreichen Arten, *Tatera* in zahlreichen Arten und *Gerbillus*), der Geomyidae (*Dipodomys Perognathus* in zahlreichen Arten, *Thomomys*), der Cricetinae (*Cricetulus, Mesocricetus, Calomys, Reithrodontomys, Eligmodontia, Onychomys*), der Murinae (*Arvicanthis, Acomys, Mus, Rattus* u. a.), der Microtinae (*Microtus, Ellobius, Lagurus* u. a.) und der Spalacidae. Aus der Gruppe der Hörnchen werden *Citellus, Funambulus, Spermophilus* behandelt. Insgesamt sind im Arten-Index mehr als 320 Nagetierspecies aufgeführt. Der vorliegende Band, der in der Reihe Monographiae Biologicae erschienen ist, stellt einen wichtigen Beitrag zur Kenntnis wüsten- und steppenbewohnender Nagetiere dar. Er enthält in zum Teil komprimierter Form eine Fülle neuerer Informationen, die auch jenen unentbehrlich sein werden, die sich nicht mit Nagetieren, sondern mit anderen Steppen- und Wüstenformen zu beschäftigen haben. Am Ende der meisten Aufsätze befinden

sich umfangreiche Schriftenverzeichnisse. Zahlreiche graphische Darstellungen, in tabellarischer Form gehaltene quantitative Angaben, Strichzeichnungen und fotografische Abbildungen runden die Ausführungen ab.

H. Reichstein, Kiel

Delany, M. J.: **The Rodents of Uganda.** London: British Museum (Nat. Hist.) 1975. 165 S., 89 Figs., 6 Taf.

Mit 78 Arten, von denen 7 erst in den letzten 12 Jahren nachgewiesen werden konnten, ist die Nagerfauna Ugandas außerordentlich formenreich. Nach Art eines Feldführers ermöglicht das vorliegende Buch eine Bestimmung mit Hilfe äußerer Merkmale. Unabhängig davon ist ein Schlüssel für die Schädel beigegeben. Darüber hinaus ist jeder Art ein eigenes Kapitel gewidmet, das eine Beschreibung, Körpermaße, ein Fundortverzeichnis und eine Verbreitungs-Punktkarte für Uganda, Angaben zur Fortpflanzung, zum Biotop, über Baue, Nester, Nahrung, Aktivität und geographische Variation enthält. Drei der Tafeln zeigen auf insgesamt 36 Farbfotos Rückenansichten von Bälgen, die einen guten Eindruck der Tönungen und Muster insbesondere bei den lebhaft gefärbten Hörnchen und Streifenmäusen vermitteln. Taxonomisch folgt der Autor weitgehend dem durch die Smithsonian Institution erarbeiteten „Preliminary Identification Manual for African Mammals". Ein 108 Nummern umfassendes Schriftenverzeichnis und eine Liste der Fundorte mit ihren geographischen Koordinaten wie auch die zahlreichen, erst durch den Autor gesammelten Daten und Beobachtungen tragen dazu bei, den Informationsgehalt weit über den gängiger Bestimmungsbücher zu heben. Das Buch kann jedem empfohlen werden, der sich für afrikanische Nager interessiert.

J. Niethammer, Bonn

Curry-Lindahl, K.: **Däggdjur i färg.** Alla Europas arter. Uppsala: Almqvist und Wiksel 1975. 307 S., zahlr. Abb. teils farb.

In diesem Taschenbuch werden unter dem Titel „Säugetiere in Farbe" die europäischen Arten in schwedischer Sprache vorgestellt. Im Anschluß an kurze Hinweise zu den Themen Ursprung, Systematik, Bauplan, Biologie, Ökologie und Ethologie der Säugetiere werden die verschiedenen Arten beschrieben. Dabei ist jede Art charakterisiert durch den schwedischen und wissenschaftlichen Namen und durch Angaben über Kennzeichen, Verbreitung, Biotop, Lebensweise, Nahrung, Fortpflanzung. Zahlreiche Abbildungen und Verbreitungsskizzen erweitern und belegen die Ausführungen.

Das Buch hebt sich von anderen mit ähnlicher Thematik insbesondere durch den Bezug auf Schwedens Säugetierfauna ab. Ein Kapitel ist allein der Einwanderung von Säugetieren nach Schweden gewidmet, ein anderes deren Dezimierung und Expansion. Der Leser findet beispielsweise Angaben über die zunehmende Verbreitung wieder eingebürgerter Biber seit der Ausrottung im Jahre 1871, über Vorkommen des Luchses zwischen 1850 und 1951, über zunehmende Verbreitung verwilderter Farmminke gegenüber Rückzug europäischer Nerze nach Osten, etc.. Mit diesen Angaben wird das Buch für diejenigen sprachkundigen Säugetierforscher interessant, die sich mit der Fauna Skandinaviens befassen.

D. Kruska, Hannover

The Future of Philantropic Foundations. Ciba Foundation Symposium 30 (new series). (Held jointly with Josia Macy Foundation). Amsterdam — Oxford — New York: Elsevier — excerpta medica X north-Holland Ass. Scientific Publishers 1975. 16.50 US $.

Viele wissenschaftlichen Arbeiten, auch auf dem Gebiet der Säugetierkunde, verdanken ihre Erfolge Beihilfen durch Stiftungen. Entscheidungen dieser Stiftungen stehen heute oft im Brennpunkt öffentlicher Kritik. Die Grundlagen solcher Stiftungen, die nur in westlichen Ländern bestehen, werden durch allgemeine politische Entwicklungen unsicher gemacht. Daher haben sich die führenden Persönlichkeiten großer Stiftungen zusammengefunden, um Rechenschaft zu geben und über die geeignetsten zukünftigen Entwicklungen nachzusinnen. So entsteht ein lebendiges Bild wissenschaftspolitischer Problematik, an dem Nutznießer von Stiftungen nicht vorüber gehen sollten.

W. Herre, Kiel

Zootierkrankheiten

Krankheiten von Wildtieren im Zoo, Wildpark, Zirkus und in Privathand sowie ihre Therapie. *Herausgeber:* Prof. Dr. Heinz-Georg Klös, Berlin, und Prof. Dr. Ernst M. Lang, Basel. *Mitarbeiter:* Dr. Hans-Peter Brandt, Hannover; Prof. Dr. Werner Frank, Hohenheim; Prof. Dr. Rudolf Fritsch, München; Dr. Reinhold Gandras, Krefeld; Dr. Heinz Gass, Gelsenkirchen; Tierarzt Anton Gauckler, Nürnberg; Dr. Reinhard Gölterboth, Berlin; Dr. Konrad Gruenberg, Berlin; Dr. Dietmar Jarofke, Berlin; Dr. Günter Klöppel, Frankfurt a. M.; Prof. Dr. Heinz-Georg Klös, Berlin; Dr. Anton Kohm, Karlsruhe; Prof. Dr. Ernst M. Lang, Basel; Dr. Karl-Heinz Lindau, Köln; Dr. Günther Melchior †, Straubing; Dr. Heinz-Sigurd Raethel, Berlin; Dr. Karl Reichel, Stuttgart; Dr. Götz Ruempler, Bremerhaven; Dr. Wolfgang Salzert, Rheine; Dr. Gottfried Schubert, Stuttgart; Dr. Herbert Stieger, Krefeld; Dr. Heinz Unger, Augsburg; Dr. Peter Weilenmann, Zürich; Dr. Henning Wiesner, München. *Redaktion:* Dr. Reinhard Göltenboth und Dr. Dietmar Jarofke, beide Berlin, 1976. 365 Seiten mit 108 Abbildungen und 32 Tabellen. Leinen 148,– DM

Mit wachsender Zahl und Bedeutung Zoologischer Gärten und Tierparks haben sich auch die Tierbestände vergrößert, die angesichts der Bedrohung mancher Arten im Freiland immer wertvoller werden. Damit hat auch die Arbeit der Tierärzte auf diesem Spezialgebiet mehr und mehr an Bedeutung gewonnen und zu einer Vielzahl von Publikationen geführt, die oft nur schwer zugänglich sind. Um den gegenwärtigen Wissensstand zu dokumentieren und gleichzeitig für den Praktiker und den Auszubildenden überschaubar zu machen, konnte daher dank der Mitwirkung zahlreicher Zootierärzte, Wissenschaftler und Praktiker ein umfassendes Werk geschaffen werden, das speziell auf die Erkrankungen bei Tieren eingeht, die in Zoologischen Gärten, Tierparks, Wildgehegen, Safariparks und anderen Wildtierhaltungen sowie auch in Zirkusunternehmen gehalten werden. Im allgemeinen Teil des Buches, der mit dem Berufsbild des Zootierarztes beginnt, werden tierärztliche Einrichtungen und Hilfsmittel, Tierklinik und Quarantänestation sowie Geräte zur Bändigung und Handhabung wilder Tiere beschrieben. Betrachtungen zur allgemeinen Prophylaxe und zu amtstierärztlichen Belangen im Zoo schließen sich an. Im speziellen Teil, dem Hauptteil des Buches, werden die Krankheiten der Zootiere, gegliedert nach den einzelnen Tierarten, ausführlich dargestellt. Literaturverzeichnis, Arzneimittelverzeichnis, Sachregister allgemein und jeweils deutsch/lateinisch – lateinisch/deutsch, Sachregister sowohl der Tiernamen als auch der Parasiten und Erreger schließen sich an und machen den „Klös/Lang" als Lehrbuch und Nachschlagewerk für den Studierenden und den Praktiker von vielen Seiten her zugänglich.

Wild in Gehegen

Haltung, Ernährung, Pflege, Wildnarkose. *Herausgeber:* Hans-Heinrich M. Hatlapa, Großenaspe, und Dr. Heinrich III Prinz Reuss, Linz. *Mitarbeiter:* Prof. DDr. DDr. Johannes Brüggemann, München; Dr. Ute Drescher-Kaden, München; Dr. Erik Eriksen, Kopenhagen; Prof. Dr. Rudolf Fritsch, München; Hans-Heinrich M. Hatlapa, Großenaspe; Prof. Dr. Wilhelm Jahn-Deesbach, Gießen; Prof. Dr. Erich Kutzer, Wien; Dr. Heinrich III Prinz Reuss, Linz; Dr. Herbert Tomiczek, Wien; Dr. Klaus Zeeb, Freiburg i. Br. 1974. 123 Seiten mit 73 Abbildungen im Text und auf 16 Tafeln und 12 Tabellen. Leinen 42,– DM

Welche Voraussetzungen sollten bei der Einrichtung von Wildparks, Tiergehegen und Jagdgattern gegeben sein, und was ist bei ihrer Bewirtschaftung zu beachten? Worauf kommt es bei der tierschutzgerechten Haltung ursprünglich freilebender Tiere in umfriedeten Räumen an, und welche Probleme können dabei auftreten? Welche Aufgabe und Bedeutung haben Wildgehege in der Industrielandschaft von heute, und mit welchen gesetzlichen Bestimmungen muß jetzt und in Zukunft gerechnet werden? Mit jeder dieser Fragen befaßt sich dieses richtungweisende Gemeinschaftswerk.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. Band · Heft 4

August 1976



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey.

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Verfielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 4, S. 201—256
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (4), 201—256 (1976)

The origin of the mammalian fauna of Sulawesi (Celebes)

By Colin P. Groves

Receipt of Ms. 21. 5. 1975

It has long been appreciated that within the Indonesian archipelago lies one of the most remarkable zoogeographical boundaries in the world. In Java, Sumatra and Borneo may be found the typical Oriental Fauna, with representatives of the Pongidae, Cercopithecidae, Lorisidae, Felidae, Mustelidae, Elephantidae, and other families from many mammalian orders; in New Guinea, 1300 km due east, none of these groups occur, indeed no placental order appears to be indigenous except the Rodentia, and the most conspicuous mammals, the Marsupials, are absent from the Oriental region.

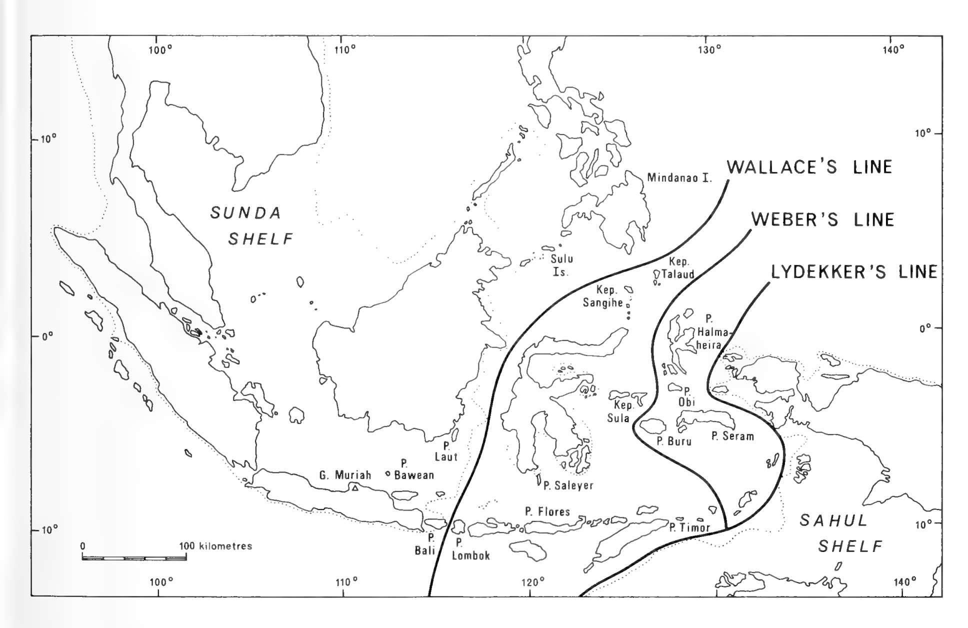


Fig. 1. Map of the Indo-Australian Archipelago showing the three faunal lines — Wallace's, Weber's and Lydekker's — discussed in the text of this paper

But this is not the whole story. The bulk of the Oriental fauna is already missing from Sulawesi, only 50 km from Borneo across the Makassar straits; and the islands closest to New Guinea, such as Seram and Halmaheira, already lack the major part of the latter's fauna. To the south, Lombok appeared to some authors to be gravely depauperate compared to Bali; Timor, compared to Australia. Two standard textbooks of zoogeography represent this situation in slightly different ways: de Beaufort (1951) treats it in terms of three faunal lines – Wallace's, Weber's and Lydekker's – while Darlington (1957) prefers to qualify the zone itself as a "Subtraction-transition zone".

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 201—216

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

The first of the three lines to be drawn was Wallace's line; de BEAUFORT gives some of the history of the controversies over this line. Much of the controversy has been concerned solely with whether the line is worth recognising, and if so whether the Philippines belong to the west or east of it; no author has disputed the fact that there is a striking change between Borneo and Sulawesi, but few have really asked themselves what this change means. This has resulted in Wallace's line acquiring a nearly magical significance, as — in its worst manifestation — a sharp boundary between two different faunal universes. The fact that Lydekker's line, to the east, marks as sharp a delimitation as does Wallace's line to the west, is a contribution made by de BEAUFORT himself; only *Phalanger, Melomys* and *Rattus ruber* cross it to reach Halmaheira, and these plus a distinctive Peramelid and a specialised *Rattus*-like form reach Seram. The difference between the two is that the islands to the west of Lydekker's line are simply depauperate: they cannot, with the possible exception of Seram, be said to have a fauna of their own as far as mammals are concerned, whereas Sulawesi, to the east of Wallace's line, does have a distinct and characteristic fauna of its own.

This, of course, applies to the northern part of the region in question; in the southern part, along the Lesser Sunda islands (Nusatenggara), both Timor and Flores have an endemic fauna, which will be the subject of a later paper, and the differences between Bali and Lombok are less marked than those between Borneo and Sulawesi. But in the present paper only Sulawesi will be discussed.

The geographical situation

Java, Sumatra and Borneo lie on the Sunda shelf, with a maximum depth of sea between them of some 60 metres. During a period of glaciation in the temperate zones therefore, when the sea level fell world-wide by much more than this, these three islands would have been joined to each other and to the mainland of south-eastern Asia. (That they were drained by several very broad and long rivers, and were anything but a uniform land mass, has escaped the attention of biogeographers until very recently.) However the depth of the Makassar Strait is much more than this, and barring tectonic activity Sulawesi would never have been connected to Sundaland. This explains why the fauna of Sulawesi is different; it is the task of the present paper to examine just how it is different, and when and how it was populated with mammals.

The present mammal fauna of Sulawesi

The present fauna of Sulawesi as far as mammals are concerned is listed in Table 1, which is divided into eight subsections: Endemic genera, Endemic subgenera, Endemic species of more widespread genera, Species extending to the Moluccas only, Species extending to the Australian region, Species extending to Sundaland, Species extending to the Philippines, and Species of wide distribution. Some species fall into more than one category.

1. Endemic genera. These are 13 in number: 12 living, one known only as a fossil. Three are bats, one a carnivore, two (including the fossil) are suid artiodactyls, and seven are rodents (two sciurids, five murids). Strictly speaking, *Babyrousa* occupies a special position, as it is not restricted to Sulawesi but occurs also on the Sula islands and Buru; it might therefore better have been placed in group 4, but it is the only species of its genus and has doubtless originated on Sulawesi.

2. Endemic subgenera. Only a formality of taconomy separates this group from the first. *Cynopithecus* is here given subgeneric rank, contrary to FOODEN (1969), only for ease of reference: they are certainly derived from a single invasion of Sulawesi, although there may indeed be seven species as FOODEN suggests.

It is worth noting that all these genera and subgenera, with two exceptions, are monotypic. Mostly they are forms of restricted distribution, generally found only on high mountains, with less distinctive relatives on the island which have evidently out-competed them on the lowlands. But both monkeys *(Macaca)* and buffaloes *(Bubalus)* are the only representatives of their families on the island, and have speciated in the absence of competition.

3. Endemic species in widespread genera. This group certainly represents a different level of distinctness from the last two, and so almost certainly a later invasion: with the exception of the two fossil Proboscideans, in whose case we are of course looking at a different time segment. Some of the *Rattus* species-groups (see below) may equally represent an earlier invasion.
4. As was stated above, the Moluccas (Moluku) have no endemics of their own, above the subspecific level; with the exception of the dubious genera *Rhynchomeles* and *Nesoromys* on Seram, and a few bats and rodents which (J. E. HILL, in litt.) seem to be slightly differentiated representatives of New Guinea or Sulawesi species. The most likely explanation of Group 4 therefore, is that these are all (mostly?) migrants from Sulawesi.
5. The species whose ranges extend to New Guinea and/or Australia are all bats. While the theoretical standpoint that "bats fly so can get from island to island" does not hold in all cases — instance the occurrence of the Sulawesi endemic bats — the widespread bats of this and succeeding groups are indeed wide-ranging forms which would be easily dispersed by wind, or perhaps by choice.
6. The bats of Group 6, whose range extends to Sundaland, are wide-ranging forms like those of Group 5. The porcupine, the civet and the deer are almost certainly introduced (see below); the pig needs further study (also see below).
7. Only five species of mammal, except for group 8, are in common between Sulawesi and the Philippines; all are bats, and three of them belong also to groups 5 or 6.
8. In this group are included species whose range extends all three ways from Sulawesi: west to Sundaland, north to the Philippines and east to New Guinea. They are quite certainly introduced to Sulawesi; and, with the possible exception of *Rattus exulans,* surely introduced from Sundaland. As staded above, the Group 6 species are also introduced from Sundaland, but they happen not to have got much farther east (except to some of the Moluccas).

Relationships of Sulawesi mammals

The figures of relationships extracted from Table 1 are presented in Table 2. Conveniently, 100 species at present inhabit Sulawesi: this excludes Group 8. 40 % of the genera and subgenera represented on the island are endemic to it. 71 % of the species are endemic: an extraordinarily high figure, and if one grants that group 4 species are probably derived from Sulawesi and includes them in the total of endemics, the figure rises to 80 %. Whatever else one believes about the Sulawesi mammals, it becomes clear that in geologically recent times it has been extraordinarily difficult for them to get on or off it.

It has been suggested to me (P. J. H. VAN BREE, in litt.) that including the bats could seriously prejudice the results in a number of ways. Not only, as remarked

Table 1

Mammalian fauna of Sulawesi (Celebes)

			Number of Species
1. Endemic genera			
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Boneia* Jentink, 1879	1
		Neopteryx Hayman, 1946	1
		Styloctenium Matschie, 1899	1
CARNIVORA	Viverridae	*Macrogalidia* Schwarz, 1910	1
ARTIODACTYLA	Suidae	*Babyrousa* Perry, 1811	1
		† *Celebochoerus* Hooijer, 1954	1
RODENTIA	Sciuridae	*Prosciurillus* Ellerman, 1947	1
		Hyosciurus Archbold & Tate, 1935	1
	Muridae	*Lenomys* Thomas, 1898	1
		Eropeplus Miller & Hollister, 1921	1
		Echiothrix Gray, 1867	1
		Melasmothrix Miller & Hollister, 1921	1
		Tateomys Musser, 1969	1
2. Endemic subgenera			
CHIROPTERA	Vespertilionidae	*Myotis (Chrysopteron* Jentink, 1910)	1
PRIMATES	Cercopithecidae	*Macaca (Cynopithecus* Geoffroy, 1835)	1—7
ARTIODACTYLA	Bovidae	*Bubalus (Anoa* H. Smith, 1827)	2
RODENTIA	Sciuridae	*Callosciurus* *(Rubrisciurus* Ellerman, 1954)	1

			Related species' distribution
3. Endemic species of more widespread genera/subgenera			
MARSUPIALIA	Phalangeridae	*Phalanger ursinus* (Temminck, 1824)	New Guinea
LIPOTYPHLA	Soricidae	*Crocidura elongata* Miller & Hollister, 1921	Sundaland
		4 other spp., status dubious	
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Pteropus arquatus* Miller & Hollister, 1921	?
		Rousettus celebensis Andersen, 1907	Sundaland
		Dobsonia exoleta Andersen, 1909	New Guinea
		Eonycteris rosenbergi (Jentink, 1899)	Sundaland
	Rhinolophidae	*Rhinolophus celebensis* Andersen, 1905	Sundaland
		Hipposideros pelingensis Shamel, 1940	New Guinea
		Hipposideros inexpectatus Laurie & Hill, 1954	New Guinea
	Molossidae	*Tadarida sarasinorum* (Meyer, 1899)	Sundaland
		Cheiromeles parvidens Miller & Hollister, 1921	Sundaland
	Vespertilionidae	*Pipistrellus minahassae* (Meyer, 1899)	Sundaland
		Scotophilus celebensis Sody, 1928	Sundaland
		Kerivoula aerosa Tomes, 1858	Sundaland
		Kerivoula rapax (Miller, 1931)	New Guinea
PRIMATES	Tarsiidae	*Tarsius spectrum* (Pallas, 1779)	Sundaland
PROBOSCIDEA	Stegodontidae	† *Stegodon sompoensis* Hooijer, 1964	Sundaland
	Elephantidae	† *Elephas celebensis* (Hooijer, 1949)	Sundaland
RODENTIA	Sciuridae	*Callosciurus* 4 spp., status dubious	Sundaland
	Muridae	*Haeromys minahassae* (Thomas, 1896)	Sundaland
		Rattus 24 spp.	Various

Table 1 (continued)

Order	Family	Species
4. Species extending to Moluccas only		
MARSUPIALIA	Phalangeridae	*Phalanger celebensis* (Gray, 1858)
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Pteropus griseus* (Geoffroy, 1810)
		Pteropus caniceps (Gray, 1870)
		Pteropus personatus Temminck, 1825
		Acerodon celebensis (Peters, 1867)
		Thoopterus nigrescens (Gray, 1870)
		Nyctimene minuta Andersen, 1910
	Vespertilionidae	*Pipistrellus petersi* (Meyer, 1899)
5. Species extending to New Guinea/Australia		
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Pteropus hypomelanus* Temminck, 1853
		Pteropus alecto Temminck, 1837
		Macroglossus lagochilus Matschie, 1899
		Nyctimene cephalotes (Pallas, 1767)
	Rhinolophidae	*Hipposideros cervinus* (Gould, 1863)
		Hipposideros diadema (Geoffroy, 1813)
	Vespertilionidae	*Pipistrellus papuanus* (Peters & Doria, 1881)
		Myotis adversus (Horsfield, 1824)
6. Species extending to Sundaland		
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838)
		Macroglossus lagochilus Matschie, 1899
	Emballonuridae	*Emballonura monticola* Temminck, 1838
	Megadermatidae	*Megaderma spasma* (Linnaeus, 1758)
	Vespertilionidae	*Pipistrellus javanicus* (Gray, 1832)
		Pipistrellus imbricatus (Horsfield, 1824)
		Myotis adversus (Horsfield, 1824)
		Tylonycteris robustula Thomas, 1915
		Kerivoula hardwickei (Horsfield, 1824)
CARNIVORA	Viverridae	*Viverra tangalunga* Gray, 1832
PROBOSCIDEA	Stegodonidae	† *Stegodon trigonocephalus* Martin, 1887
ARTIODACTYLA	Suidae	*Sus verrucosus* Müller & Schlegel, 1845
	Cervidae	*Cervus timorensis* de Blainville, 1822
RODENTIA	Hystricidae	*Hystrix javanica* (F. Cuvier, 1823)
	Sciuridae	*Callosciurus prevostii* (Desmarest, 1822)
		Callosciurus notatus (Boddaert, 1785)
7. Species extending to the Philippines		
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Cynopterus brachyotis* (Müller, 1838)
	Emballonuridae	*Emballonura alecto* (Eydoux & Gervais, 1836)
	Megadermatidae	*Megaderma spasma* (Linnaeus, 1758)
	Rhinolophidae	*Rhinolophus philippinensis* Waterhouse, 1843
	Vespertilionidae	*Tylonycteris robustula* Thomas, 1915
ARTIODACTYLA	Suidae	*Sus verrucosus* Müller & Schlegel, 1845
8. Species of wide distribution (includes Sundaland, Philippines, Moluccas etc.)		
CARNIVORA	Viverridae	*Paradoxurus hermaphroditus* (Pallas, 1777)
RODENTIA	Muridae	*Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)
		Rattus argentiventer (Robinson & Kloss, 1916)
		Rattus exulans (Peale, 1848)
		Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769)
		Rattus nitidus (Hodgson, 1845)
		Mus musculus Linnaeus, 1758

Table 2

Relationships of mammals of Sulawesi

	Number	Percent	Excluding Chiroptera Number	Excluding Chiroptera Percent
Total number of living species	100		59	
Endemic genera (living)	13	29	10	55
Endemic genera and subgenera	17	40	13	58
Endemic species	71		54	92
Species shared only with Moluccas	9		2	4
Total, endemic plus semi-endemic species	80		56	95
Species shared with Moluccas and with —				
New Guinea	8		0	0
Sundaland	66		1	2
Total shared with Moluccas	22		3	6
Species shared with New Guinea but not with Moluccas	2 (incomplete data?)		0	0
Species shared with Sundaland	15		3	3
Species shared with the Philippines	5		1	2
Among the endemic/semi-endemic species of widespread genera (excluding *Rattus*) — Belong to western (Sundaland) groups	29	68	21	91
Belong to eastern (New-Guinea/Australia) groups	6	14	2	9

The species of Table 1, Group 8 (widespread distribution) are not included in the total of this table.

above, do some bats occur very widely and have a remarkable facility for dispersal, but equally their occurrence, distribution and taxonomy are very poorly known: considerably less well-known, for example, than in the case of the Rodentia. When it is realised that nearly half (41 out of 100) of the mammal species of Sulawesi belong to the Chiroptera, the validity of this argument becomes apparent. Therefore in Table 2 comparative data are represented for the total mammal fauna and for the true "land mammals" (i. e. without the bats).

Now the total of endemic genera plus subgenera rises to nearly 60 %, and over ninety percent of the species are endemic. The evident isolation of the island stressed previously is fully endorsed: of those species that have managed to get on or off it, all but three are flying mammals.

Eight species, all bats, extend to New Guinea via the Moluccas, and two *(Pteropus alecto, Myotis adversus)* extend to New Guinea but are not so far known from the Moluccas. This makes 10 altogether which are in common with New Guinea, compared to 15 with Sundaland, 5 with the Philippines; excluding the bats, no species are in common with New Guinea, three with Sundaland, one with the Philippines. This makes sense if, as seems plausible, these are the result of waif dispersal: Sulawesi is across a narrow strait from Sundaland but rather far from both New Guinea and the Philippines. Of the endemic species whose relationships can be easily traced (and here the poorly known unwieldy genus *Rattus* is excluded), 68 % total (91 % excluding bats) belong to western groups, only 14 % (9 % excluding bats) to eastern; adding these to the respective figures of actual species in common, we can say that 80 % of Sulawesi species (94 % excluding bats) have detectable western affinities, 18 % (9 % without bats) have detectable eastern affinities, 5 % (2 % without bats) have Philippine affinities. These totals, however, are not mutually exclusive.

Various authors, especially HOOIJER (1958) and DE BEAUFORT (1951), have postulated a Philippine origin for a large part of the Sulawesi fauna. It has been seen above that as far as the mammals are concerned this is quite out of the question. The Anoa *(Bubalus [Anoa]* spp.) is said by DE BEAUFORT to be related to the Tamarau, another dwarf buffalo, from Mindoro in the Philippines, but the two are definitely independent dwarfings (GROVES 1969). Recently NIEMITZ (1974) has invoked a dispersal the other way, to the Philippines, for *Tarsius,* but this again is susceptible of a more likely alternative explanation. DOBRORUKA (1971) finds *Cervus timorensis* in the Philippines, but no securely localised specimen has come from there (GRUBB and GROVES, in preparation).

Examples of some relationships are discussed below:

Phalanger: Two species occur on Sulawesi: the only marsupials which occur so far west. TATE (1945) places *P. celebensis* in the *orientalis* group as a distinct species whose range includes Taliabu I. (Sula group) and Great Obi (Moluku), *P. orientalis* being found on the other Sula and Molucca islands. To judge from TATE's descriptions there would be in fact no sharp distinction between the two, it being merely a matter of typology whether one draws the line on the basis of mastoid form, incisor-canine diastema, or colour. There is really a graded series, with the Obi, Taliabu and Peleng races of *celebensis* intermediate.

P. ursinus is more distinct, and TATE (loc. cit.) puts it in a species-group by itself, but notes that it may be distantly related to *P. maculatus;* it is restricted to Sulawesi and the Talaud islands, but on Saleyer island *P. maculatus* occurs, in a race *(chrysorrhous)* evidently indistinguishable from that of most of the Moluccas, and showing some resemblance in pelage to the Talaud race of *P. ursinus.*

Obviously the genus needs revision to determine the distinctness of the various allopatric species and the significance of the curious interdigitation of their ranges. Both species occur on Toalian sites on the southwestern peninsula of Sulawesi (HOOIJER 1950); that is to say, probably early Holocene, but prior to the arrival of domesticates such as dog and pig, or of definite introductions such as deer.

Cuscus are carried around by man as food sources; they appear to have arrived in Timor subsequent to 500 B.C. (GLOVER 1970) along with pig and deer, and it is possible that *P. celebensis* might be so introduced, although unlikely, and certainly not at all likely in the case of *P. ursinus.* Cuscus seem to be highly adaptable animals, like the closely related *Trichosurus* of Australia, and waif dispersal would be relatively easy.

Tarsius: NIEMITZ (1974) in a painstaking study has elucidated the relationships of the three species of *Tarsius.* The Sulawesi species, *T. spectrum,* is more primitive than the other two, *T. bancanus* from Sundaland (not Java) and *T. syrichta* from the southern Philippines. He favours the hypothesis, however, that the latter two are convergent in their specialisations, and independently derived from Sulawesi; this primarily because *T. bancanus* is still more highly evolved than *T. syrichta* and could not have given rise to it, also because tarsiers are not known from the Sulu islands, the route by which they would have had to have invaded the Philippines from Borneo.

Seeing the degree of convergence which would be involved, it is surely simpler to recognise that *T. bancanus* could easily have gone on evolving after the derivation of *T. syrichta* from it; and the Sulu islands fauna is extremely poorly known.

An important point however is the possibility of tarsiers having arisen in Sulawesi, and later dispersed out of it. The incomplete distribution of tarsiers in Sundaland (absent from Java and Malaya, and apparently unrecorded from much of Sumatra) and the Philippines might support the view that they are quite recent immigrants into those regions.

Macaca: The seven putative species of macaque on Celebes (FOODEN 1969) are

obviously all derived from a single invasion. FOODEN suggests that they are related to *M. nemestrina,* which occurs on Borneo and is not known, even as a fossil (HOOIJER 1962) from Java; they will have entered Sulawesi, then not one island but an archipelago, from Borneo in the Pleistocene and diverged into seven species on their separate islands from the most primitive species, *M. tonkeana,* which inhabits the central portion of the present island, nearest to Borneo.

If the Sulawesi macques are to be related to any other living groups it is probably *M. nemestrina* to which they are closest; however a genus-wide survey of skulls and other features would be desirable before this affinity is considered established. According to M. H. MACROBERTS (pers. comm.) there are many differences in behaviour; within the troop, *M. nemestrina* is a non-contact species while within a troop of *M. nigra* MACROBERTS found a statistically significant tendency for clumping, with a tendency for groups already formed, their members being in bodily contact, to attract other individuals. *M. nigra* would seem in this respect to resemble the Indian *M. radiata* (ROSENBLUM et al. 1964).

SIMONS (1971) found that certain fossil monkeys from Europe, India and China resemble the "Celebes black ape" (i. e. *M. nigra*) in such features as the long face; but this could, in his view, be an artefact of large size.

Macrogalidia (see fig. 2): This endemic genus belongs to the subfamily Paradoxurinae, of which no fossil representatives are known except for an early Holocene southern subspecies of the living *Macrogalidia musschenbroekii* (HOOIJER 1950). Its absence outside the northern peninsula today may result from competition by the introduced *Paradoxurus;* although the latter is not known as a fossil on Sulawesi, it may be significant that *Macrogalidia* remains do not occur in the caves north of Cani (Tjani), the most recent deposits, where domestic animals and deer occur.

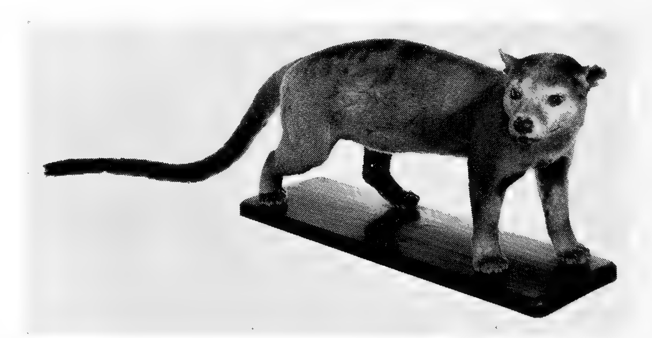


Fig. 2. Mounted male specimen of *Macrogalidia musschenbroikii* (Schlegel, 1879) from the collections of the Zoological Museum, Amsterdam. Total length about 145 cm

Macrogalidia is marginally the largest of the Viverridae: only *Arctictis* and *Cryptoprocta* closely approach it in bodily dimensions. This makes it a most remarkable exception to the "island dwarfing" rule so commonly obeyed among larger mammals. Whether this could be due to the absence of competition from other carnivores will have to await a study of its ecology: that it is carnivorous at all, rather than herbivorous or frugivorous like some other Viverrids, has never been demonstrated.

Paradoxurus hermaphroditus and *Viverra tangalunga*: These two species, the palmcivet and the Malay civet, are carried about from island to island by man: the former as a rat-catcher, the latter for its musk. Their presence on Sulawesi doubtless results from introduction in this manner.

Stegodon sompoensis: Recently HOOIJER (1974) has proposed that this is not in fact an endemic species but includes *S. timorensis* Sartono, from Timor and Flores. Stegodons from both islands are known only from teeth; while as HOOIJER shows, no difference between them can at present be sustained, the possibility remains that they may be independently dwarfed, and differences may emerge when fuller material is known. Both are derived from *S. trigonocephalus,* which is found in the Pliocene Kali Glagah beds of Java and survives at least into the Middle Pleistocene and seems also to occur in unstratified deposits in Sulawesi; a stegodon tusk fragment has been found in the still earlier (Lower Pliocene?) Ci Julang beds of Java.

Elephas celebensis: The situation here is analogous to that in *Stegodon:* MAGLIO (1973) proposed that the Sulawesi dwarf elephant, of presumably Middle Pleistocene age, is represented also on Java, in certain dental specimens some at least of which are from Middle Pleistocene Kabuh beds. In this case HOOIJER (1974) was able to find a slight difference, molars from Sulawesi being more advanced (hypsodont) than those from Java, and retained a subspecific separation. Under such circumstances, to unite the species may be premature. Both are descended (MAGLIO 1973) from *Elephas planifrons* from the Upper Siwaliks of India, known also from the Ci Julang and Kali Glagah beds of Java.

Babyrousa: THENIUS (1970) assigns this genus to a subfamily of its own; its closest relative appears to be a form from the Oligocene of Europe!

Celebochoerus: THENIUS (1970) agrees with HOOIJER (1958) that this extinct endemic genus is related not to Babyrousa but to the African bushpig, *Potamochoerus,* to which it is connected by forms from the Middle Siwaliks of India.

Sus verrucosus: The Sulawesi Warty Pig is either a distinct species (HOOIJER 1954) or a subspecies of the Javanese form (MOHR 1960). The latter author, while maintaining their conspecificity, none the less is able to point to a multiplicity of differences, such as the diminutive size of the Sulawesi race, its skull and teeth differences, differences in colouration and in the form of the warts. These are all illustrated by photographs of living animals. The skull features of the composite *Sus verrucosus* are simply (THENIUS 1970) those to be expected in primitive representatives of the genus *Sus.* It is clear that a review of South East Asia's wild pigs is in order: the present author hopes to begin a study to this end in the near future.

A further point about this species, or species-construct, is its supposed extension into the eastern Philippine islands: the only species outside the Chiroptera which is said to do so.

Sus verrucosus occurs in Java — as "*Sus macrognathus*" — as far back as the Plio-Pleistocene Pucangan beds. Pigs (the so-called *Sus stremmi* and *S. brachygnathus)* occur in the Pliocene Kali Glagah faunas; the latter has been assigned by BADOUX (1959) to a living species *Sus barbatus* which does not today occur in Java, but it must be admitted that his comparative material is very small rendering the assignment rather provisional.

Cervus timorensis: VAN BEMMEL (1949) considers this species indigenous to Sulawesi; it is not found as a fossil but, he suggests, it may have been living on other parts of the island, fossil beds being known only from the southwestern peninsula. It may be significant however that in subfossil state it appears in late deposits in the caves north of Tjani (Cani) (HOOIJER 1950), along with dogs, pigs, and domestic buffalo. This is analogous to the situation on Timor (GLOVER 1970) where deer first occur along with pottery, pigs, rats etc. after 4500 B.P. The inference that they are introduced is very strong. Deer are known to be carried around and deliberately released on islands as a meat supply.

Bubalus: The dwarf buffaloes of the subgenus *Anoa* are not related to the Philippines dwarf buffalo *(B. mindorensis)* which is on the contrary a derivative of the

large Indo-Burmese buffalo *B. arnee*. The latest known fossil that could be a common ancestor of the two is *Hemibos* from the Upper Siwaliks (see Groves 1969).

Lenomys: Misonne (1969) considers this genus close to *Lenothrix* of Sundaland, but a little more advanced than the latter which is very primitive among the Muridae. Other close relatives, he suggests, may include the *Mallomys-Papagomys-Spelaeomys* group from New Guinea and Flores, and the New Guinea/Australian Pseudomyinae. *Eropeplus* is a likely relative (Misonne; Musser 1970).

Haeromys minahassae: This is related to two species which inhabit Borneo (Medway 1965). As its distribution is very limited in both islands, there is no indication whether it originated on Sulawesi and spread to Borneo, or vice versa. Misonne (1969) tentatively suggests a relationship with the Pseudomyine genus *Lorentzimys*.

Echiothrix: This is a very isolated genus; Misonne (1969) can only suggest it may be distantly related to the Hydromyinae, mostly inhabiting New Guinea but in which he also includes certain Philippine genera.

Rattus spp: Misonne (1969) recognises four subgenera of this genus; all four occur on Sulawesi. Most of the species of the subgenus *Bullimus,* the most archaic subgenus, occur on Sulawesi. As he has arranged the species, at least nine separate invasions of the island would have to have occurred, representing *(Bullimus) R. xanthurus* group, *R. dominator, R. chrysocomus* group, *R. celebensis/callitrichus* group, *(Leopoldamys) R. hellwaldi, R. whiteheadi/musschenbroeki* group, *(Stenomys) R. tatei* (synonym of *taerae* according to Musser 1971), *(Rattus) R. dammermanni, R. hoffmanni.* However, if we turn the proposition inside out and propose a Sulawesi origin for the genus as a whole, it would appear that we need postulate only four westward dispersals *(R. muelleri/everetti* group and *R. bowersi* group in *Bullimus, R. rajah/sabanus* group in *Leopoldamys, R. rattus/norvegicus* group in *Rattus),* and two eastward *(R. niobe/assimilis* group in *Stenomys, R. lutreolus* group in *Rattus).*

This is of course all very theoretical, but Misonne's view are not universally accepted. Musser (1973 and other papers) offers several alternative dispositions of species. In his 1973 paper the latter author offers an interim list of 24 species on Sulawesi, with the qualification that some may not remain in the genus at all, and some changes are bound to be made in the final list. "These species", he states, "are native to Celebes and its offshore islands, including the Sula Islands, and do not occur elsewhere. Their closest relatives are found primarily on islands of the Sunda Shelf and on the mainland of Southeast Asia; a few occur in the Philippines". He contrasts the distinctiveness of these native species, from each other and from their near relatives, with the situation in the five commensal species (listed in Table 1, group 8) which hardly differ from island to island.

Melasmothrix and Tateomys: Musser (1969) considers these genera related to each other and perhaps to the *Rattus chrysocomus* group. This is a group of very primitive *Rattus* according to Misonne (1969). Their origin will thus probably be from within Sulawesi itself.

Philippine relationships

It has been seen above that there are no grounds for deriving any but a small part of the Sulawesi mammal fauna from the Philippines: a few bats come from there, and Musser (1973) hints that a few rats may find their closest relatives there. A direct route between Sulawesi and the Philippines would have to pass via either the Talaud or Sangihe islands, so it is necessary to list the fauna of these two small groups.

The Talaud islands have 7 recorded species of mammals, the Sangihe islands 13 (Table 3). These figures reflect the distance of the two groups from Sulawesi; the Sangihe islands are within sight of the northern tip of the latter, the Talaud islands not so. All but two Sangihe species are known from Sulawesi, and all but two Talaud species — but this means twice as many proportionally. Apart from widespread, doubtless introduced species, only a single Talaud species, and no Sangihe species, inhabits the Philippines as well. An endemic species of bat is said to inhabit Talaud; Sangihe has no endemics at the species level.

Table 3

Mammals of Talaud and Sangihe Islands

			Other range
1. Talaud Islands			
MARSUPIALIA	Phalangeridae	*Phalanger ursinus* (Temminck, 1824)	Celebes
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Pteropus hypomelanus* Temminck, 1853	Celebes, N. G.
		Acerodon humilis Andersen, 1909	Endemic
		Cynopterus brachyotis (Müller, 1838)	Celebes, Sundaland, Philippines
RODENTIA	Muridae	*Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)	Widespread
		„*Rattus rattus talaudensis* Sody, 1941“ (?*argentiventer*)	Widespread
		Melomys fulgens Thomas, 1920	Seram
2. Sangihe Islands			
MARSUPIALIA	Phalangeridae	*Phalanger celebensis* (Gray, 1858)	Celebes, Halmahera
CHIROPTERA	Pteropodidae	*Rousettus celebensis* Andersen, 1907	Celebes
		Pteropus hypomelanus (Temminck, 1853)	Celebes, N. G.
		Pteropus caniceps (Gray, 1870)	Celebes, Halmahera
		Pteropus melanopogon Peters, 1867	Moluccas, N. G.
		Pteropus chrysoproctus Temminck, 1837	Seram
		Acerodon celebensis (Peters, 1867)	Celebes, Sula Is.
		Macroglossus lagochilus Matschie, 1899	Celebes, N. G.
CARNIVORA	Viverridae	*Paradoxurus hermaphroditus* (Pallas, 1777)	Widespread
RODENTIA	Sciuridae	*Callosciurus leucomus* (Forsten, 1844)	Celebes
	Muridae	*Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)	Widespread
		Mus musculus Linnaeus, 1758	Widespread
PRIMATES	Tarsiidae	*Tarsius spectrum* (Pallas, 1779)	Celebes

It is of incidental interest to observe what sort of animals have crossed the "sweepstake route". Cuscus have made the journey to both island groups: but a different species in each case. It may not be irrelevant that the Sangihe *Phalanger celebensis sangirensis* is a typical member of its species, whereas the Talaud *P. ursinus melanotis* is not entirely typical of its species, showing some resemblances to *P. maculatus chrysorrhous* from Saleyer, Seram and the Bird's Head of Irian Jaya.

Melomys fulgens, a murid otherwise restricted to Seram, is the only other non-commensal, non-bat recorded from the Tabaud islands. In view of the resemblances of the Talaud cuscus to a Seram form, this takes on a considerable significance. The relationships of both species should be looked at again; it may be, for example that cuscus from both Sulawesi and Seram have reached Talaud and have formed a stable hybrid there.

Unlike Talaud, Sangihe has probably been populated almost entirely from Sulawesi. Here the surprises are the tarsier and a *Callosciurus*, especially the former which would not in theory be thought of as a resilient coloniser. Whatever conclusions one comes to, it is quite clear that the fauna of both island groups are depauperate — product of sweepstakes, not land bridges — and there is no trace of a major Philippine element such as would be expected were they intermediate staging posts in a southerly dispersal to Sulawesi.

Sundaland and Mainland relationships

Tarsius and *Babyrousa* are very ancient forms, finding their nearest relatives in the Oligocene of Europe. Their en route stopping-off points on their migrations to Sulawesi are unknown, nor the length of time they have been on the island. They are not unsuccessful, for *Babyrousa* has spread eastwards and survived competition from *Sus* — which the less archaic *Celebochoerus* has not — while *Tarsius* has established itself west of the Wallace Line.

Some of the other "old stratum" mammals of Sulawesi have links with the Middle Siwaliks (Dhok Pathan and especially Tatrot zones): certainly *Elephas celebensis*, *Celebochoerus* and *Anoa* do so, and possibly *Macaca* and *Stegodon*. In the case of *Anoa*, the Siwalik form is the most recent definite common ancestor of the Sulawesi subgenus and the nominate subgenus *Bubalus*.

Javanese fossil deposits are arranged in various zones, of which those earlier than Middle Pleistocene are Kabuh (with Trinil fauna), Pucangan (with Jetis fauna), Kali Glagah and Ci Julang. The last two are Pliocene or even earlier (they may or may not be chronologically separated), and according to Hehuwat et al. (1974) so are the bulk of the Pucangan beds. Von Koenigswald (1939) characterised the Ci Julang/Kali Glagah series as containing "Siva-Malayan fauna", while the later Jetis/Trinil fauna is said to be "Sino-Malayan". There are thus two levels. The Sino-Malayan fauna, with relationships in China, is by far the better known, while the earlier Siva-Malayan fauna is extremely poorly known.

It has been noted that some of the "old stratum" Sulawesi fauna appears to have Siwalik relationships, and clearly if these relationships are valid and the forms in question are a remnant Siva-Malayan fauna, then remains of their forbears should turn up in Ci Julang or Kali Glagah deposits in Java. Medway (1973) gives faunal lists of all the Javanese deposits, such as they are: no small mammals are known from the earlier deposits, and the larger mammals are on the whole poorly identified although it is probably significant to note with Medway, the absence of Siwalik grassland forms such as *Equus*. There is however a *Stegodon* tusk fragment in the Ci Julang beds, and *S. trigonocephalus* is recorded from Kali Glagah; *Elephas planifrons* occurs in both. Suids (*Sus stremmi* and *Sus brachygnathus*) are recorded from Kali Glagah — the former of uncertain affinities, the latter identified by Badoux (1959) on admittedly slender evidence with *Sus barbatus* (see above under *Sus verrucosus*). Several Bovids are found in these sediments, none of them really determinable (Hooijer 1958a). There are no primates or rodents, and no carnivores bar *Lutra* and some nondescript supposed Felids.

Some of these species apparently disappeared when the Sino-Malayan fauna entered Java. The most emphatic evidence is derived from elephants; the forebears of *E. maximus* entered Java with the Jetis fauna and at once replaced *E. planifrons* although a dwarf derivative of the latter seems to have lingered on for some time parallel to the dwarf Sulawesi elephant.

Geological history of Sulawesi

Audley-Charles et al. (1972) consider that Sulawesi is a composite island: its eastern and southeastern peninsulas are part of the Outer Banda Arc, which represents the margin of the Australian continent. The rotation of the latter, together with the western motion of New Guinea resulting from the movement of the Pacific plate, caused the realignment of the two arms of Sulawesi in a gamma-oriented, rather than a lambda-oriented position. The southern and northern peninsulas were part of Southeast Asia, and their junction with the other two arms is probably Pliocene in date: accompanied, as expected, by widespread orogeny.

It would not, however, be justified to assume that Sulawesi owes its Cuscuses to its eastern half; the cuscuses of the island, as discussed above, are simply not that distinct from those of New Guinea to allow such an early date of separation to be entertained, and it is not even certain whether any of eastern Sulawesi was above sea-level or that there was dry land between it and the Australian margin.

The history of Sulawesi as elucidated by plate tectonics has not altered the picture of its relations with Southeast Asia drawn by Van Bemmelen (1949), as far as the western half (southwestern and northern peninsulas) is concerned. The important part of this history for present purposes concerns the Pulau Laut Centre of Diastrophism. This would seem to be a large uplifted island, extending according to Van Bemmelen from the Mangkalihat peninsula southwards and across the Makassar Strait, curving around Pulau Laut to the southwest and ending near the Muriah volcano in Java. At the time of the existence of this island — Upper Pliocene according to Van Bemmelen — the present land areas of Southeastern Borneo and western Sulawesi were covered by sea, as was the northern part of East Java. It is in fact uncertain whether there was at any time a complete land bridge from Java or Borneo to Sulawesi; as the Ci Julang Faunal beds and other Pliocene sites in eastern Java are interbedded terrestrial and marine deposits it seems that there might from time to time have been a brief connection at least at the southern end between Java and the P. Laut Centre.

The submergence of the P. Laut Centre of Diastrophism is dated by Van Bemmelen to the onset of the Quarternary, and was accompanied by uplift of the surrounding areas. However the terms Quaternary, Pliocene and Pleistocene have only limited significance in this part of the world, as we have seen: the dating of *Homo modjokertensis* at Pucung to 1.9 ma puts this hominid, and the accompanying Jetis fauna, squarely into the Pliocene as most recently defined (Berggren and Van Couvering 1974), and most of the Pucangan Black Clays are Pliocene in age according to the newest estimate (Hehuwat et al. 1974). The corresponding level in India would be the upper part of the Tatrot zone (Middle Siwaliks): very neatly explaining the link between the Ci Julang/Kali Glagah faunas of Java and the Middle Siwaliks of India. To get the Siva-Malayan fauna into Sulawesi might require limited island-hopping or even no island-hopping at all, and to explain the absence of Sino-Malayan fauna in Sulawesi would mean the pushing back in time of the collapse of the P. Laut Centre to approximately Middle Pliocene — not impossible seeing the flexibility of such concepts as "Pliocene" in Southeast Asia.

Conclusions

The large mammalian fauna of Sulawesi nearly all belong to the "old faunal stratum", whose fossil aspect has been referred to by HOOIJER (1958b) as the *Archidiskodon-Celebochoerus* fauna, a term that may require revision owing to the demise of the genus *Archidiskodon* (MAGLIO 1973). It has been shown that, wherever the relationships of the constituent species/genera can be traced, they are with forms from the Middle Siwaliks. A Siwalik-like fauna – the Siva-Malayan fauna of VON KOENIGSWALD – has been found at two sites, Kali Glagah and Ci Julang, in Java, though this fauna is exceedingly poorly known. At some period in the late Tertiary a narrowing of seaways, possibly even a brief land-bridge, occurred between Java and Sulawesi in the shape of the Pulau Laut Centre of Diastrophism: this would have provided a relatively untraumatic mode of entry for large mammals, and its collapse at some time during the Pliocene widened the gaps considerably, keeping out the second faunal wave, the Sino-Malayan fauna.

Some of the small mammals of Sulawesi also probably derive from this early invasion, but lack of fossil remains of rodents and bats renders this hypothetical. Others of the rodent and bat fauna entered by chance crossing of seaways, almost entirely from the west; yet others, and some larger fauna, have been introduced by man in recent times. Proposed links with the Philippines do not stand up to critical examination; all mammalian faunal connections are amenable to explanations other than one of direct contact; and the faunas of Sangihe and Talaud, such as they are, show no evidence of any Philippine element, being derived from Sulawesi alone with (in the case of Talaud) a puzzling element with affinities with Seram.

At least one genus, *Tarsius*, may have evolved – from origins as yet unknown – on Sulawesi and spread to Sundaland and thence to the Philippines. It is here tentatively suggested, as a working hypothesis, that another genus to have evolved on Sulawesi and successfully invaded other lands might be *Rattus:* this genus is more diverse here than on other land masses of similar size, it has spread to Australasia as well as to Southeast Asia, it has specialised derivatives within Sulawesi *(Tateomys, Melasmothrix)*, and it would apparently require fewer chance dispersals to get species out of Sulawesi than into it.

A number of hypotheses, some better grounded than others, have been put forward in this paper as explanations for the supposed realities of the faunal situation on Sulawesi as regards mammals. It is hoped that these may stimulate further thought on the matter, perhaps a little controversy, and above all, more research.

Acknowledgements

Discussions and information relevant to the subject-matter of this paper are here gratefully acknowledged. Thanks are due to M. G. AUDLEY-CHARLES, P. BELLWOOD, P. J. H. VAN BREE, J. E. HILL, D. A. HOOIJER, and C. C. MCKNIGHT in this respect. The views in this paper are myown, but I am greatly indebted to the above people for the influence they have had in guiding my thoughts.

Summary

Analysis of the mammalian fauna of Sulawesi suggests the existence of a basic "old stratum", deriving from a Pliocene invasion across the land-mass known as the Pulau Laut Centre of Diastrophism, of the Siva-Malayan fauna. Subsequently other elements entered Sulawesi by chance sea-crossing, almost entirely from Sundaland; there is no evidence of a significant contribution from the Philippines. Some mammals may have evolved in Sulawesi and later successfully colonised other areas.

Zusammenfassung

Die Herkunft der Säugetierfauna von Sulawesi (Celebes)

Die Analyse der Säugetierfauna von Sulawesi läßt auf die Existenz einer alten Basisschicht schließen. Diese stammt von einer pliozänen Einwanderung siva-malaiischer Faunenelemente ab, welche über die Landmassen des „Pulau Laut Centre of Diastrophism" erfolgte. Später erreichten andere Elemente Sulawesi und zwar durch zufällige Meeresüberquerungen, jedoch immer nur von den großen Sundainseln ausgehend. Für eine Mitwirkung philippinischer Faunenelemente ist kein signifikanter Hinweis zu erbringen. Einige Säugetierarten haben sich möglicherweise auf Sulawesi entwickelt und später andere Gebiete erfolgreich besiedelt.

References

Audley-Charles, M. G.; Carter, D. J.; Milsom, J. S. (1972): Tectonic development of Eastern Indonesia in relation to Gondwanaland dispersal. Nature Phys. Sci. **239**, 35—9.

Badoux, D. M. (1959): Fossil mammals from fissure deposits at Punung (Java). PhD., Utrecht.

Beaufort, L. F. de (1951): Zoogeography of the Land and Inland Waters **208 pp**. London: Sidgwick and Jackson.

Bemmel, A. C. V. van (1949): Revision of rusine deer in the Indo-Australian archipelago. Treubia **20**, 191—262.

Bemmelen, R. W. van (1949): The Geology of Indonesia. I^A. General Geology of Indonesia. The Hague: Martinus Nijhoff.

Berggren, W. A.; van Couvering, J. A. (1974): The Late Neogene. Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeocol. **16**, 1—216.

Darlington, P. J. (1957): Zoogeography. New York and London: John Wiley.

Dobroruka, L. J. (1971): On the identity of *Cervus nigricans* Brooke 1877, with remarks upon other deer from the Philippines. Zool. Meded. Leiden **45**, 91—7.

Fooden, J. (1969): Taxonomy and evolution of the monkeys of Celebes. Biblioth. Primat **10**, 1—148.

Glover, I. (1970): Excavations in Timor. PhD, Australian, National University.

Groves C. P. (1969): Systematics of the Anoa (Mammalia, Bovidae). Beaufortia **17**, 1—12.

Hehuwat, F.; Suparka; Hadiwisastra, S.; Suwijanto; Hehanusa, P. E.; Djuhana, St. (1974): The Quarternary of Eastern Java. INQUA Conference Abstracts 1973.

Hooijer, D. A. (1950): Man and other Mammals from Toalian sites in Southwestern Celebes. Verh. kon. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurk. **46**, 1—164.

— (1954): Dentition and skeleton of *Celebochoerus heekereni* Hooijer. Zool. Verh. Leiden **24**, 1—46.

— (1958a): Fossil Bovidae from the Punjab and the Malay Archipelago. Zool. Verh. Leiden **38**, 1—112.

— (1958b): The Pleistocene Vertebrate fauna of Celebes. Arch. Neerl. Zool. Suppl. **13**, 89—96.

— (1962): Quarternary langurs and macaques from the Malay Archipelago. Zool. Verh. Leiden **55**, 1—64.

— (1974): *Elephas celebensis* (Hooijer) from the Pleistocene of Java. Zool. Meded. Leiden **48**, 85—93.

Jacob, T. (1973): Palaeoanthropological discoveries in Indonesia with special reference to the finds of the last two decades. J. Hum. Evol. **2**, 473—485.

Koenigswald, G. H. R. v. (1939): The relations between the fossil mammalian faunae of Java and China, with special reference to early man. Bull. Peking N. H. **1939**, 293—8.

Maglio, V. J. (1973): Origin and evolution of the Elephantidae. Trans. Amer. Philos. Soc. Philad., n. s. **63**, 1—149.

Medway, Lord. (1965): Mammals of Borneo. Singapore. MBRAS, Malaysia Printers Ltd.

— (1973): Mammals. In: Ashton, E. and M., The Ecology of Malesia. Hull Symposium, 1971.

Misonne, X. (1969): African and Indoaustralian Muridae Evolutionary Trends. Ann. kon. Mus. Middenafrika Tervuren **172**, 1—219.

Mohr, E. (1960): Wilde Schweine. Wittenberg: Ziemsen. Neue Brehm-Bücherei **247**, 1—156.

Musser, G. G. (1969): Results of the Archbold expeditions. No. 91. A new Genus and species of Murid Rodent from Celebes, with a discussion of its relationships. Amer. Mus. Novit. **2384**, 1—41.

— (1970): Results of the Archbold Expedition. Nr. 93. Reidentification and reallocation of *Mus callitrichus*, and allocations of *Rattus maculipilis*, *R. m. jentinki* and *R. microbullatus* (Rodentia, Muridae). Amer. Mus. Novit. **2440**, 1—35.

— (1971): The identities and allocations of *Taeromys paraxanthus* and *T. tatei,* two taxa based on composite holotypes (Rodentia, Muridae). Zool. Meded. Leiden **45,** 107—118.

— (1973): Zoogeographic significance of the Ricefield Rat, *Rattus argentiventer,* on Celebes and New Guinea and the identification of *Rattus pesticulus.* Amer. Mus. Novit. **2511,** 1—30.

Niemitz, C. (1974): Zur Biometrie der Gattung *Tarsius* (Tarsiiformes, Tarsiidae). PhD, Gießen.

Rosenblum, L. A.; Kaufman, I. C.; Stynes, A. J. (1962): Individual distance in two species of macaque. Anim. Behav. **12,** 338—42.

Simons, E. L. (1970): The development and history of the Old World Monkeys (Cercopithecoidea, Primates). In: The Old World Monkeys. Ed. by Napier, J. R. and P. H., p. 97—137. London: Academic Press.

Tate, G. H. H. (1945): The Marsupial genus *Phalanger.* Amer. Mus. Novitt. **1238,** 1—31.

Thenius, E. (1970): Zur Evolution und Verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodactyla, Mammalia). Z. Säugetierkunde **35,** 321—341.

Author's address: Dr. Colin P. Groves, Department of Prehistory and Anthropology, School of General Studies, Australian National University, Canberra, A.C.T. 2600, Australia

Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen

2. Die *Crocidura suaveolens*-Gruppe (Mammalia: Insectivora)

Von I. Vesmanis

Aus dem Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main
Direktor: Prof. Dr. W. Schäfer

Eingang des Ms. 16. 6. 1975

Nachdem in der ersten Untersuchung über algerische Wimperspitzmäuse die *Crocidura russula*-Gruppe abgehandelt wurde (Vesmanis 1975), soll in der nachfolgenden Darstellung die *Crocidura suaveolens*-Gruppe vorgestellt und diskutiert werden.

Abkürzungen

a. Schädelmaße: CIL = Condyloincisiv-Länge; CBL = Condylobasal-Länge; PL = Prosthion — Lambda; SKB = Schädelkapsel-Breite; SB = Staphylion — Basion; SV = Speno-basion — Vertex; MSQ = Maxillofrontale — Squamosum; IB = Interorbital-Breite; JB = Joch-Breite; LB = Lacrymale Breite; GL = Gaumen-Länge; RB = Rostrale Breite; RL = Rostrum-Länge, gemessen zwischen I-Alveole und P^4-Alveole; AI = Angulare — incl. Incisivus; UKL = Unterkiefer-Länge; CL = Condylar-Länge; CH = Coronar-Höhe; CB = Coronar-Breite; PCH = Postcoronar-Höhe; GKL = Gelenkkopf-Länge; GKB = Gelenkkopf-Breite.

b. Zahnmaße: M-M = maximale Breite über den Molaren (Kronen); OZL = obere Zahnreihen-Länge, I-M^3; P^4-M^3 = Zahnreihen-Länge, P^4-M^3; LP^4 = Länge, P^4, Vorder-

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 216—225
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

rand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BP^4 = Breite P^4, Basis Hypoconus — Metastyl außen; LM^1 = Länge M^1, Vorderrand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BM^1 = Breite M^1, Parastyl außen — Basis Protoconus; LM^2 = Länge M^2, Vorderrand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BM^2 = Breite M^2, Parastyl außen — Basis Protoconus; LM^3 = maximale Länge M^3; LM_1 = Länge M_1, Basis Paraconid — Basis Entoconid; BM_1 = Breite M_1, Mesoconid — Basis Protoconid; BM_1^+ = Breite M_1, Entoconid — Basis Hypoconid; LM_2 = Länge M_2, Basis Paraconid — Basis Entoconid; BM_2 = Breite M_2, Mesoconid — Basis Protoconid; BM_2^+ = Breite M_2, Entoconid — Basis Hypoconid; LM_3 = maximale Länge M_3; BM_3 = maximale Breite M_3.

Eine detaillierte Abbildung der einzelnen Meßpunkte ist aus Kahmann und Vesmanis (1974) zu ersehen.

c. *Andere Abkürzungen:* BM = British Museum of Natural History London. HBP = Sammlung H. Heim de Balsac Paris. MAK = Museum Alexander Koenig Bonn. MHNP = Musée Histoire Naturelle Paris. SAP = Sammlung Alcover Palma de Mallorca. SMF = Senckenberg Museum Frankfurt am Main.

Vergleichsmaterial

Zum Vergleich der Stücke aus Algerien wurde umfangreiches Material aus S-Europa und S-Deutschland herangezogen:

C. suaveolens, M-Spanien: Linares de Riofrio, Salamanca, MAK (n = 7), SKM (n = 15), SMF (n = 31).

C. suaveolens, S-Spanien: Soto Chico, SMF (n = 1).

C. s. balearica, Menorca, Balearen: Aeroporto de San Luis, Ciudadela und S. Thomás-S. Adeodato, SMF (n = 3), SAP (Gewölle, 9 Okf.-Fragm.).

C. s. iculisma, S-Frankreich: Lignieres-Sonneville Charente, MHNP (n = 3).

C. s. mimula, S-Frankreich: St. Gilles, HBP (Gewölle, n = 11 Okf.-Fragm.).

C. s. mimula, S-Deutschland: Orte siehe unter Kahmann und Vesmanis (1974), n = 27.

C. s. mimula, Österreich: St. Gilgen, Salzburg und Weissenbach, SKM (n = 6).

C. leucodon, Jugoslawien: Jamarice bei Novska, Gornja Kustosija, Sinj (n = 13).

Crocidura spec. 1

Material: Alger; Dat. ? sex? (1 Schädel, Alkohol): BM 91.10.15.14. Etikettinform.: *C. arania,* leg. J. Anderson.

Richter (1970) stellte eine Neugliederung der palaearktischen Arten der Gattung *Crocidura* auf. Als besonderes Merkmal zur Unterscheidung der einzelnen Arten dient der P^4 (vgl. Kahmann und Vesmanis 1974; Vesmanis und Kahmann im Druck; Vesmanis 1975; Vesmanis im Druck). Der Protoconus des P^4 soll bei *C. russula* die vordere Begrenzung der Innenkante des Zahnes bilden, während er bei *C. suaveolens* zum Beispiel in Richtung der Mitte der Vorderkante vom P^4 versetzt ist.

Lataste (1885) erwähnt *C. suaveolens* (Pallas, 1811) von Algerien (Montagne des Beni Sliman, au dessus de Blidah). In der Synomieliste finden wir *agilis* Levaillant um 1850 und *pygmaeus* Loche, 1867. Als Maße für die sehr kleinen Tiere aus dem Bergland werden angegeben: KR = 52, HF = 11,5, S = 30 mm. Als größte Schädel-Länge wird etwa 18,0 mm genannt. Auch ein Exemplar aus Tunesien — nachgewiesen durch M. le Dr. Cosson, 1883 — lag Lataste (:207) vor.

Thomas (1913: 588) stellte die von Lataste (1885) genannte *suaveolens* in die Synomie von *C. whitakeri* de Winton, 1897.

Joleaud (1927: 525) faßte die Crociduren der Maghreb-Länder zusammen und schließt sich bezüglich der *suaveolens*-Stücke von Lataste (1885) der Meinung von Thomas (1913: 588) an.

Heim de Balsac (1968: 185) bestreitet ein Vorkommen von *suaveolens* in den Maghreb-Ländern. Er sagt, daß nie eine *suaveolens* von Algerien nachgewiesen worden ist. Ein Exemplar aus Tunis (leg. M. Mathis) soll seiner Meinung nach zur *suaveolens*-Gruppe gehören; nähere Angaben zu diesem Stück werden nicht gemacht.

Kleine Crociduren, die sich nach Heim de Balsac (:185) deutlich von *russula* und *suaveolens* unterscheiden (Marokko: Rif, Gharb, Rabat und Mazagan) sind als *C. foucauldi* Morales Agacino, 1943 beschrieben worden. Ellerman und Morrison-Scott (1966: 82) betrachten *foucauldi* mit Vorbehalt als Unterart von *russula*. Die Schädel von *suaveolens* und *whitakeri* sollen sehr ähnlich sein (Heim de Balsac 1968), doch „Avant toute conclusion definitive il conviendrait d'examiner s'il existe entre Tunis et Gafsa ou ailleurs une population intermédiaire" (:185).

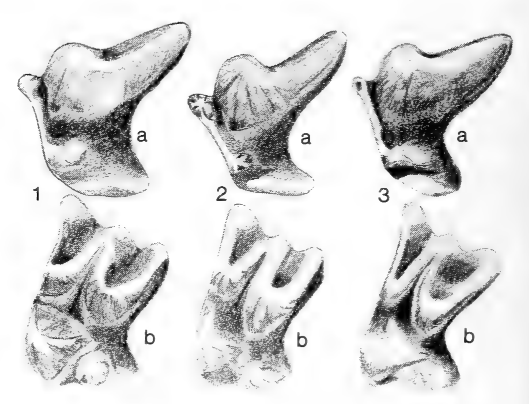


Abb. 1a—b. Crocidura spec. 1, P^4 und M^2. — *Abb. 2a—b. Crocidura* spec. 2, P^4 und M^2. — *Abb. 3a—b. Crocidura whitakeri*, P^4 und M^2.

Nach dem P^4-Merkmal von Richter (1970) gehört *C.* spec. 1 in die *suaveolens*-Gruppe: der Protoconus des P^4 ist deutlich buccad verschoben; die Rinne zwischen Protoconus und Hypoconus incl. Cingulum verläuft waagerecht zur Zahninnenbasis; der Hypoconus ist mit seinem Außen- und Innencingulum stark verschmolzen, er ist also nicht als alleinstehender Höcker zu erkennen. Man könnte hier von einer Leiste mit einer schwachen Anhebung sprechen. Insgesamt wirkt der P^4 und auch der M^2 sehr massiv. Abkauungsspuren sind deutlich am Mesoconid des P^4 zu erkennen; auch die Verbindung von Meso- zum Metaconid ist in Occlusalansicht gut sichtbar angekaut. Die Spitzen der drei einspitzigen Zähne im Oberkiefer sind durch Abkauung etwas abgerundet. Am M^2 sind keine besonderen strukturellen Unterschiede gegenüber *suaveolens* und *russula* zu erkennen — hier führen nur die Längen- und Breiten-Grade zu einer sinnvollen Trennung — außer, daß der Hypoconus vom Innencingulum deutlich als Höcker abgesetzt ist, was aber äußerst variabel ist, wie eine Untersuchung an einheimischem *Crocidura*-Material gezeigt hat. Die Einschnürung zwischen Metaconus und Hypoconus incl. Cingulum (P^4) ist nicht sehr stark ausgeprägt. Der Schädel ist im Vergleich zu denen europäischer *C. suaveolens* recht groß (vgl. Tabellen). Selbst die Maße der großwüchsigen Balearen-Unterart (Kahmann und Vesmanis 1974) werden häufig erreicht oder gar übertroffen.

Crocidura spec. 2

Material: Desert of South Oran, Algerien; Dat.? sex? (1 Schädel, Alkohol): BM 53.672. Etikettinform.: *C. agilis*, leg. G. A. Ducrot.

Aufgrund der Lage des Protoconus des P^4 ist dieses Exemplar eindeutig nach Richter (1970) als Vertreter der *suaveolens*-Gruppe anzusehen: Protoconus buccad verschoben; Rinne zwischen Protoconus und Hypoconus incl. Außencingulum waagerecht zur Zahninnenbasis ausgerichtet; Hypoconus stark mit dem Außen- und Innencingulum verschmolzen — wie bei spec. 1 —, so daß er kaum zu erkennen ist; die Einziehung zwischen Metaconus und Innencingulum des Hypoconus ist sehr stark ausgebildet, daher wirkt der in seinen Abmessungen (LP^4 und BP^4) gegenüber spec. 1 kleine P^4 nicht massiv, sondern eher zierlich; schwache Abkauungsspuren am Mesoconid des P^4 und auch an der Verbindung zwischen Meso- und Metaconid (in Occlusalansicht deutlich erkennbar). Der M^2 ist in seiner Gesamtheit mehr recht-

eckig gestaltet und nicht wie bei spec. 1 mehr quadratisch. Vergleicht man die Maße in den Tabellen 2—5, so erkennt man, daß spec. 2 in keinem der angeführten Maße die Größe von spec. 1 übertrifft; nur das Maß LP^4 ist gleich, sonst liegt spec. 2 deutlich unter den Maßen von spec. 1.

Gegenüberstellung von *C.* spec. 1 und 2

	C. spec. 1	*C.* spec. 2
Protoconus P^4	*suaveolens-Gruppe* buccad verschoben	
Rinne zwischen Protoc. u. Außencingulum des Hypoconus P^4	waagerecht zur Zahninnenbasis	
Hypoconus P^4	mit Außen- und Innencingulum verschmolzen, nicht deutlich erkennbar	
Einziehung zwischen Metac. u. Innencingulum des Hypoc. P^4	schwach	stark
Abkauung am P^4	deutlich	schwach
Hypoconus M^2	alleinstehend variables Merkm.	mit Cing. verschmolzen, jedoch erkennbar
Gesamtbild M^2	breit, quadratisch	schmal, mehr rechteckig
Basis Proc. coronoideus	breit	schmal
Rostrum	lang, 2,6 mm	kurz, 2,0 mm
Schädel und Zahnmaße	erreicht Maße von *s. balearica*	kleiner als spec. 1 ähnlich *s. mimula* aus M-Europa

Aufgrund obiger Gegenüberstellung sollen die beiden Tiere aus Algier und S-Oran vorläufig als verschiedene Arten betrachtet werden. Da es sich um Einzelstücke handelt, deren Variation natürlich nicht vorausgesehen werden kann, ist eine Neugruppierung bezüglich des systematischen Status bei größerer Materialmenge durchaus zu erwarten. Obwohl die Struktur des P^4 für *C. suaveolens* spricht, erscheint mir eine vorläufige Zuordnung auf Unterartbasis zu *suaveolens* viel zu gewagt. Es ist nicht statistisch abgesichert, ob das sogenannte RICHTER'sche P^4-Merkmal für *C.*

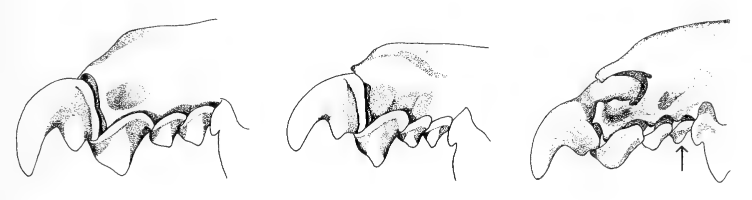


Abb. 4a—c (von links nach rechts). Seitliche Rostrumansicht von *C.* spec. 1, *C.* spec. 2 und *C. whitakeri*

russula und *C. suaveolens* auch für N-Afrika zutrifft. Da sich das P^4-Merkmal von RICHTER (1970) für Europa bis jetzt bestätigt hat, wurde es auch für N-Afrika übernommen. Es könnte durchaus möglich sein, daß der Protoconus des P^4 in seiner Lage variiert.

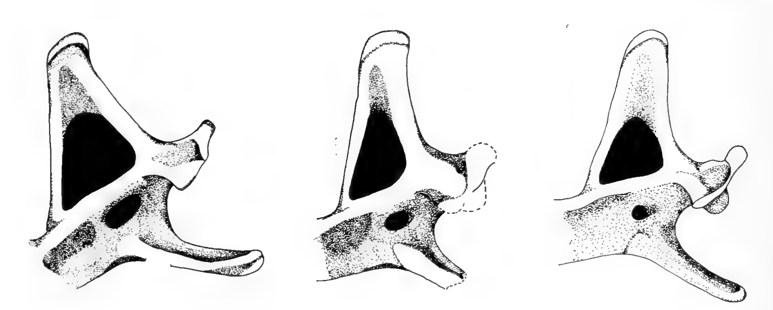


Abb. 5a—c (von links nach rechts). Hinterer Teil des Unterkiefers (rechts) von *C.* spec. 1, *C.* spec. 2 und *C. whitakeri*

Crocidura whitakeri de Winton, 1897

Material: Ain Sefra, Algerien; 5.—6. V. 1913; 2 ♂♂ (2 Schädel, 2 Bälge): BM 13.8.6.11—12. Publiziert von Thomas (1913). — Verglichen wurden die Tiere mit Gewöllestücken aus der Sammlung HBP aus Gafsa, Tunesien.

Crocidura whitakeri wurde von de Winton (1897) als Art beschrieben. Typus ♂, Sierzet, Algerien, 5. VI. 1897: KR = 62, S = 28, HF = 11 mm; alle anderen Maße — gemessen von P. D. Jenkins — sind in den Tabellen 1—5 angeführt. Zwei weitere Exemplare aus Ain Sefra, leg. A. Ruddle, wurden auf Grund der Abmessungen, der Fellfarbe und Schädelmorphologie eindeutig als *C. whitakeri* bestimmt. Dieselben Stücke standen schon Thomas (1913) zur Verfügung; auch er hatte sie als *whitakeri* bestimmt. Die wesentlichen Kennzeichen von *whitakeri* sind: Graue Fellfarbe mit braunen Flecken oberseits, hellgrau unterseits (de Winton 1897; Cabrera 1932; Heim de Balsac 1968); dritter einspitziger Zahn im Oberkiefer kleiner als der zweite; P^4 mit buccad verschobenem Protoconus — daher ist *whitakeri* nach Richter (1970) zur *suaveolens*-Gruppe zu rechnen —; M^1 und M^2 sehr langgestreckt. Obwohl *whitakeri* metrisch in die Variation von *suaveolens* fällt, betrachte ich *whitakeri* aufgrund der oben genannten Kennzeichen, die teilweise sehr stark vom sog. „Grundtyp“ *suaveolens* abweichen, nicht als eine Unterart von *suaveolens,* wie es z. B. Wandeler (1965) und Ellerman und Morrison-Scott (1966) tun, sondern als eigene Art.

Tabelle 1

Vergleichende Darstellung einiger Schädelabmessungen von algerischen Wimperspitzmäusen aus der *suaveolens*-Gruppe gegenüber anderen *suaveolens*

Wegen Beschädigungen am Schädel konnten diese Abmessungen bei *C.* spec. 1 nicht genommen werden. Maße von *C. s. balearica* sind aus KAHMANN und VESMANIS (1974) zu ersehen.

		CIL	CBL	PL	SKB	SKL	SB	SV
C. spec. 2 BM 53.672		16.80	16.00	13.69	7.95	-	-	3.86
C. whitakeri, Typus		-	-	14.4	-	-	-	4.2
Algerien BM 13.8.6.11		17.70	17.00	14.85	8.05	9.80	8.03	4.20
BM 13.8.6.12		16.80	16.40	14.10	8.05	9.54	7.52	4.50
Tunesien		-	-	14.63	-	-	-	-
C. suaveolens M-Spanien	n	36	36	38	32	37	31	35
	x	19.00	18.60	15.58	8.74	10.54	8.91	4.65
	Var.	18.16-19.96	17.22-18.95	14.75-16.32	8.41-9.01	10.05-10.96	8.21-9.62	4.43-4.90
S-Spanien	n=1	18.50	17.55	15.00	8.29	10.40	8.38	4.60
s. iculisma S-Frankreich	n	3	3	3	2	3	2	2
	x	16.62	15.88	13.52	7.65	9.40	7.69	4.28
	Var.	16.35-17.04	15.59-16.30	13.35-13.64	7.56-7.74	9.17-9.79	7.37-8.01	4.19-4.36
s. mimula S-Frankreich	n	-	3	4	-	5	5	-
	x	-	16.08	13.54	-	9.48	7.67	-
	Var.	-	15.90-16.44	13.14-13.90	-	9.35-9.60	7.54-7.80	-
Deutschland	n	16	17	19	18	16	15	15
	x	17.34	16.64	14.11	8.28	9.64	8.01	4.29
	Var.	16.00-18.30	15.20-17.56	12.77-14.92	7.70-8.60	9.06-10.10	7.60-8.30	4.12-4.55
Österreich	n	6	6	6	6	6	6	6
	x	17.31	16.59	14.12	8.13	9.60	8.00	4.23
	Var.	16.80-17.70	15.86-17.10	13.10-14.80	7.80-8.42	9.30-9.74	7.80-8.25	4.06-4.42
C. leucodon Jugosl.	n	11	11	11	11	11	11	11
	x	20.55	19.63	17.08	9.38	11.26	8.23	4.84
	Var.	20.06-21.57	19.00-20.45	16.10-17.98	8.97-9.74	10.74-11.70	8.57-9.39	4.59-5.01

Tabelle 2

Vergleichende Darstellung der Oberkiefermaße, ohne Zahnmaße

		MSQ	IB	JB	LB	GL	RB	kL
C. spec. 1 BM 91.10.15.14		4.00	4.34	5.80	3.35	7.75	2.20	2.60
C. spec. 2 BM 53.672		3.90	3.92	5.30	2.87	-	2.06	2.00
C. whitakeri, Typus		3.2	3.5	5.4	2.7	6.7	2.3	2.1
Algerien BM 13.8.6.11		3.95	3.82	5.60	2.86	7.20	2.19	3.00
BM 13.8.6.12		3.29	3.90	5.68	3.35	6.86	2.41	2.72
Tunesien	n	16	17	15	17	16	18	18
	x	3.74	3.69	5.62	3.08	7.27	2.19	2.19
	Var.	3.45-4.05	3.40-3.96	5.25-5.90	2.70-3.40	6.95-7.60	2.05-2.40	1.96-2.32
C. suaveolens M-Spanien	x	3.79	4.08	5.91	3.31	7.85	2.36	2.59
	Var.	3.48-4.16	3.68-4.98	5.60-6.15	3.00-3.60	7.30-8.67	2.12-2.60	2.40-2.80
S-Spanien		3.59	3.80	5.65	3.02	7.15	2.19	2.64
s. iculisma S-Frankreich	n	3	3	3	3	3	3	3
	x	3.53	3.86	5.09	2.89	6.48	2.14	2.08
	Var.	3.37-3.66	3.81-3.91	4.99-5.20	2.73-2.98	6.42-6.51	2.10-2.17	2.04-2.12
s. mimula S-Frankreich	n	10	11	11	11	7	9	1
	x	3.56	3.84	5.33	3.05	6.81	2.16	2.04
	Var.	3.26-3.78	3.70-4.00	5.19-5.45	2.84-3.21	6.41-7.46	1.98-2.30	-
Deutschland	n	21	19	22	22	21	23	21
	x	3.71	4.02	5.51	3.14	7.04	2.26	2.23
	Var.	3.70-4.00	3.90-4.15	5.05-5.85	3.00-3.30	6.69-7.52	2.10-2.43	2.04-2.40
Österreich	n	6	6	6	6	6	6	6
	x	3.67	4.02	5.44	3.16	6.98	2.24	2.25
	Var.	3.56-3.90	3.84-4.21	5.06-5.70	3.06-3.30	6.56-7.46	2.08-2.33	2.08-2.32
C. leucodon Jugosl.	n	11	11	10	11	11	11	10
	x	3.99	4.50	6.64	4.03	8.38	2.69	2.76
	Var.	3.80-4.29	4.29-4.65	6.46-6.85	3.49-3.90	7.94-8.75	2.47-2.84	2.56-2.88

Tabelle 3

Vergleichende Darstellung von Zahnmaßen im Oberkiefer

		M-M	OZL	P^4-M^3	LP^4	BP^4	LM^1	BM^1	LM^2	BM^2	LM^3
C. spec. 1 BM 91.10.15.14		5.54	8.84	4.86	1.92	1.84	1.56	1.80	1.32	2.08	1.24
C. spec. 2 BM 53.672		5.20	7.71	4.40	1.92	1.72	1.48	1.64	1.16	1.96	-
C. whitakeri, Typus		5.2	7.5	4.2	1.8	1.6	1.2	1.6	1.0	1.7	1.2
Algerien BM 13.8.6.11		5.36	7.6	4.36	1.8	1.7	1.4	1.6	1.2	1.8	1.0
BM 13.8.6.12		5.56	-	-	1.8	1.7	1.5	1.6	1.2	1.9	1.0
Tunesien	n	11	12	13	19	19	18	18	16	16	13
	x	5.25	7.49	4.34	1.84	1.77	1.38	1.73	1.17	1.92	1.28
	Var.	5.00-5.50	7.19-7.80	4.20-4.50	1.68-1.96	1.60-1.84	1.24-1.56	1.64-1.76	1.04-1.28	1.80-2.00	1.16-1.36
C. suaveolens M-Spanien	n	44	44	44	43	44	44	44	44	44	43
	x	5.69	8.34	4.67	1.91	1.75	1.52	1.71	1.35	1.94	1.28
	Var.	5.30-5.90	7.84-8.89	4.30-4.90	1.80-2.00	1.68-1.84	1.40-1.60	1.52-1.84	1.24-1.40	1.72-2.08	1.16-1.40
S-Spanien		5.50	8.20	4.56	1.80	1.72	1.52	1.68	1.36	1.88	1.12
s. iculisma S-Frankreich	n	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
	x	4.79	7.23	4.27	1.73	1.53	1.33	1.48	1.19	1.60	1.17
	Var.	4.75-4.97	7.18-7.30	4.25-4.29	1.72-1.76	1.48-1.56	1.32-1.36	1.44-1.52	1.16-1.24	1.56-1.64	1.16-1.20
s. mimula S-Frankreich	n	9	8	4	11	11	10	10	10	10	11
	x	4.97	7.40	4.30	1.72	1.58	1.37	1.55	1.25	1.73	1.16
	Var.	4.84-5.10	7.02-7.65	4.20-4.45	1.64-1.80	1.52-1.68	1.32-1.40	1.48-1.60	1.20-1.28	1.68-1.80	1.08-1.24
Deutschland	n	22	22	24	22	21	22	22	22	22	22
	x	5.19	7.55	4.38	1.73	1.56	1.37	1.57	1.22	1.78	1.25
	Var.	4.75-5.40	7.05-8.05	4.08-4.64	1.64-1.80	1.40-1.64	1.24-1.44	1.44-1.68	1.12-1.36	1.64-1.92	1.12-1.32
Österreich	n	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
	x	5.11	7.56	4.38	1.71	1.53	1.32	1.56	1.15	1.73	1.21
	Var.	4.76-5.26	7.25-7.84	4.24-4.48	1.68-1.72	1.48-1.56	1.28-1.36	1.52-1.60	1.12-1.16	1.68-1.76	1.20-1.28
C. leucodon Jugosl.	n	11	11	11	11	11	11	11	11	11	10
	x	6.27	9.11	5.12	2.08	2.02	1.68	1.93	1.47	2.15	1.35
	Var.	5.78-6.50	8.90-9.60	4.90-5.26	2.00-2.12	1.92-2.12	1.60-1.72	1.84-2.00	1.44-1.52	2.04-2.20	1.24-1.44

Tabelle 4

Vergleichende Darstellung der Unterkiefermaße, ohne Zahnmaße

		AI	UKL	CL	CH	CB	PCH	GKL	GKB
C. spec. 1 BM 91.10.15.14		12.84	10.27	10.00	4.75	2.80	2.56	1.76	0.88
C. spec. 2 BM 53.672		-	-	-	4.50	2.32	2.48	-	-
C. whitakeri, Typus		11.00	8.7	8.5	4.3	2.1	2.2	1.7	0.8
Algerien BM 13.8.6.11		11.44	9.50	9.20	4.50	3.00	2.88	2.48	1.00
BM 13.8.6.12		10.60	8.65	8.50	4.36	2.80	2.96	2.48	1.28
Tunesien	n	14	14	15	16	16	16	16	16
	x	12.28	9.29	8.96	4.38	2.26	2.20	1.92	0.85
	Var.	10.40-14.90	8.70-9.66	8.25-9.34	4.06-4.55	2.00-2.40	2.04-2.36	1.72-2.16	0.68-0.92
C. suaveolens M-Spanien	n	31	31	41	43	43	39	40	42
	x	12.38	10.21	9.78	4.57	2.40	2.32	1.92	0.89
	Var.	11.82-12.83	9.76-10.75	9.39-10.31	4.26-4.80	2.24-2.60	2.12-2.60	2.12-2.60	0.80-0.96
S-Spanien	n=1	12.06	10.00	9.55	4.49	2.20	2.16	1.84	0.84
s. iculisma S-Frankreich	n	2	2	2	3	3	3	3	3
	x	10.63	8.65	8.43	4.05	2.15	2.16	1.80	0.95
	Var.	10.56-10.69	9.32-10.18	9.12-9.80	4.26-4.51	2.12-2.40	2.20-2.60	1.84-2.08	0.80-1.04
s. mimula S-Frankreich	n=1	11.36	9.50	9.20	4.14	2.24	2.24	1.80	0.88
Deutschland	n	20	22	21	21	20	20	21	21
	x	11.36	9.44	9.09	4.27	2.28	2.30	1.88	0.90
	Var.	10.30-12.00	8.50-9.90	8.20-9.55	4.10-4.56	2.16-2.40	2.20-2.42	1.76-1.96	0.80-1.00
Österreich	n	5	5	6	6	6	6	5	6
	x	11.36	9.45	8.93	4.22	2.30	2.25	1.79	0.85
	Var.	11.04-11.50	9.10-9.65	8.50-9.20	4.05-4.35	2.28-2.36	2.16-2.36	1.64-1.96	0.80-0.88
C. leucodon Jugosl.	n	10	10	11	11	10	10	10	10
	x	13.35	10.99	10.70	5.14	2.79	2.77	2.32	1.07
	Var.	12.98-14.16	10.60-11.45	10.41-11.24	4.96-5.35	2.72-2.92	2.60-2.92	2.12-2.56	0.96-1.12

Tabelle 5

Vergleichende Darstellung der Zahnmaße im Unterkiefer

		UZL	C-M_3	LM_1	BM_1	BM_1^+	LM_2	BM_2	BM_2^+	LM_3	BM_3
C. spec. 1 BM 91.10.15.14		8.10	5.95	1.48	0.92	1.12	1.20	0.88	0.96	1.20	0.64
C. spec. 2 BM 53.672		-	-	1.36	0.80	1.00	1.12	0.76	0.88	1.12	0.60
C. whitakeri,	Typus	7.0	4.9	1.4	0.9	1.0	1.0	0.8	0.9	1.2	0.5
Algerien BM 13.8.6.11		7.0	5.25	1.5	0.8	0.9	1.2	0.8	0.9	1.0	0.6
BM 13.8.6.12		6.7	5.00	1.4	1.0	1.1	1.0	0.8	0.9	1.2	0.6
Tunesien	n	13	9	16	16	16	16	16	16	14	14
	x	6.84	4.97	1.26	0.99	1.10	1.14	0.95	1.01	1.13	0.63
	Var.	6.45-7.10	4.84-5.05	1.20-1.40	0.92-1.04	1.00-1.20	1.04-1.24	0.88-1.00	0.92-1.12	1.00-1.24	0.56-0.76
C. suaveolens M-Spanien	n	44	44	42	43	43	43	43	43	43	42
	x	7.65	5.64	1.40	0.90	1.07	1.18	0.88	0.98	1.17	0.62
	Var.	7.14-8.10	5.28-5.90	1.32-1.44	0.80-1.00	0.96-1.16	1.08-1.28	0.80-1.00	0.88-1.08	1.08-1.20	0.56-0.68
S-Spanien	n=1	7.60	5.55	1.36	0.84	1.04	1.08	0.84	0.92	1.12	0.60
s. iculisma S-Frankreich	n	2	3	3	3	3	3	3	3	2	2
	x	6.60	4.99	1.25	0.79	0.92	1.07	0.77	0.89	1.10	0.58
	Var.	6.57-6.63	4.86-5.07	1.20-1.28	0.76-0.80	0.88-0.96	1.04-1.08	0.72-0.80	0.80-1.04	1.08-1.12	0.56-0.60
s. mimula S-Frankreich	n=1	6.90	5.09	1.24	0.92	1.00	1.04	0.88	0.92	1.16	0.64
Deutschland	n	20	22	21	22	22	22	22	22	22	21
	x	6.96	5.40	1.31	0.89	0.99	1.08	0.87	0.94	1.11	0.65
	Var.	6.61-7.36	4.90-5.50	1.20-1.40	0.80-0.96	0.88-1.08	1.04-1.20	0.80-0.92	0.84-1.00	1.00-1.16	0.56-0.72
Österreich	n	6	5	6	6	6	6	6	6	6	6
	x	6.90	5.14	1.29	0.85	0.93	1.06	0.81	0.88	1.09	0.64
	Var.	6.60-7.10	5.10-5.24	1.28-1.32	0.80-0.88	0.88-0.96	1.00-1.12	0.76-0.84	0.80-0.92	1.08-1.12	0.56-0.68
C. leucodon Jugosl.	n	11	10	11	11	10	11	11	11	11	11
	x	8.41	6.21	1.55	1.05	1.19	1.29	1.02	1.10	1.32	0.75
	Var.	8.12-8.87	5.95-6.50	1.52-1.60	0.92-1.12	1.16-1.24	1.24-1.32	0.96-1.08	1.04-1.16	1.24-1.36	0.68-0.84

Danksagung

Für die freundliche und großzügige Ausleihe des Untersuchungsmaterials gebührt Mss. P. D. Jenkins, Mss. D. M. Hills, J. E. Hill und Dr. G. B. Corbet (London), den Herren Prof. Dr. E. von Lehmann (Bonn), Prof. Dr. H. Heim de Balsac (Paris) und Dr. F. Petter (Paris) besten Dank.

Zusammenfassung

Drei Taxa aus der *Crocidura suaveolens*-Gruppe werden in ihrer Morphologie und in ihren Abmessungen gegenüber europäischen Vertretern aus jener Gruppe dargestellt: *C.* spec. 1, *C.* spec. 2 und *C. whitakeri. C. whitakeri* wird als eigenständige Art angesehen.

Summary

Morphometrical studies on Algerian shrews of the genus Crocidura

2. The Crocidura suaveolens group (Mammalia: Insectivora)

Three taxa of shrews from the *C. suaveolens* group are introduced in their systematic and morphological position. *C. whitakeri* is a typical species showing characteristic features of the *suaveolens* group.

Literatur

Allen, G. M. (1939): A checklist of african mammals. Bull. Mus. comp. Zool., Harv. College **83**, 1—763.

Cabrera, A. (1932): Los mamiferos de Marruecos. Trab. Mus. nac. Cienc. nat. Madrid (Zool.) **57**, 1—361.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2. Ed.: London, 1—810.

Heim de Balsac, H. (1968): Les Soricidae dans le milieu désertique Saharien. Bonn. zool. Beitr. **19**, 181—188.

Joleaud, L. (1927): Etudes de géographique sur la Berberie. C. R. Ass. franc. Avancem. Sci. **51**, 523—526.

Kahmann, H.; Vesmanis, I. (1974): Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen (Crocidura). 1. Die Gartenspitzmaus *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) auf der Insel Menorca (Spanien). Säugetierkdl. Mitt. **22**, 313—324.

— im Druck): Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen *(Crocidura).* 2. Zur weiteren Kenntnis von *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) auf der Insel Kreta. Opusc. Zool., München.

Lataste, M. F. (1885): Étude de la faune vertébrés de Barbarie (Algérie, Tunisie et Maroc). Act. Soc. Linn. Bordeaux **39**, 1—299.

Loche (1867): Histoire naturelle des mammifères. Explor. sci. Algérie, Zool., Paris (1840—1842), 1—123.

Morales Agacino, E. (1943): Algunos datos y observaciones sobre mamiferos marroquies. Bol. real. Soc. Esp. Hist. nat. **41**, 37—47.

Richter, H. (1970): Zur Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen Crociduren. Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden **31**, 293—304.

Thomas, O. (1913): List of mammals obtained by the Hon. Walter Rotschild, Ernst Hartert and Carl Hilgert in Western Africa during 1913. Novit. Zool. **20**, 586—588.

Vesmanis, I. (1975): Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen. 1. Die *Crocidura russula*-Gruppe. Senck. biol. **54**, 1—19.

— Bemerkungen zur Typen-Reihe von *Crocidura russula zimmermanni* Wettstein 1953 — eine morphometrische Untersuchung (im Druck).

Vesmanis, I.; Kahmann, H.: Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen *(Crocidura).* 3. Ein Vorkommen der Gartenspitzmaus *(Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in der Provinz Salamanca, Spanien. (im Druck).

Wandeler, A. I. (1965): Die Wirbeltiere von Nefta. Jb. naturh. Mus. Bern (1963—1965), 229—292.

Winton, W. E. de (1897): On a collection of mammals from Marocco. Proc. zool. Soc. London (1897), 953—962.

Anschrift des Verfassers: Indulis Vesmanis, Forschungsinstitut Senckenberg, D-6000 Frankfurt am Main, Senckenberganlage 25

Funktion und Wirkungsweise der Riechlaute der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis*

Von A. Kolb

Eingang des Ms. 31. 7. 1975

Der erste Hinweis auf die Existenz von Riechlauten beim Mausohr (Kolb 1973) hat großes Interesse und eine rege Diskussion ausgelöst. Bekanntlich stoßen Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden, sei es beim niedrigen Überfliegen oder auch beim Laufen auf demselben, niederfrequente Laute (16 bis 30 kHz) aus, die ich „Riechlaute" nannte. Denn ich schrieb diesen Lauten aufgrund verschieden gearteter Versuche einen positiven Einfluß auf die Erhöhung der Duftintensität ihrer Beutetiere zu. Die hier beschriebenen Versuche sollen nun die Wirkungsweise und Funktion dieser niederfrequenten Laute aufzeigen, und die z. T. hypothetischen Vorstellungen durch reale Nachweise ersetzen.

Ultraschallaute finden heute sowohl im industriell-technischen, im wirtschaftlichen als auch im medizinischen und naturwissenschaftlichen Bereich eine so vielseitige Anwendung, daß diese hier nur angedeutet werden kann. Für unsere Belange ist hiervon die Untersuchung des Meeresgrundes mit Hilfe des U-Schalls von Interesse, da hierbei wegen der zu geringen Eindringungsfähigkeit hochfrequenter Impulse nur niederfrequente Verwendung finden. Dies gab die Anregung zu untersuchen, ob etwa bei der Fortpflanzung von Ultraschallimpulsen der Mausohren im Moos ähnliche Verhältnisse vorliegen, da die Tiere, wie berichtet, bei der Nahrungssuche auf dem Boden eigenartigerweise niederfrequente Laute ausstoßen und ohne Schwierigkeit in etwa 5 bis 8 cm tiefem Moos versteckte Käfer ausfindig machen.

Auch die Entdeckung und Erforschung der Allomone verschiedener Coleopteren, die von Mausohren besonders gern gefressen werden, durch Schildknecht (1972) gaben Anlaß, dessen interessante Ergebnisse in einem gewissen Zusammenhang mit den Riechlauten zu sehen und die Wirkung von Ultraschall auf die Allomone zu untersuchen. Aus dieser Sicht stellte sich dann die weitere Frage nach der Wirkung von Ultraschallauten auf lebende Käfer, die unbedingt nachweisbar sein muß, wenn meine bereits geäußerte These richtig sein sollte, daß durch die Einwirkung von Ultraschallauten die Duftkonzentration um einen Käfer vergrößert, der Duft sich weiter ausdehnt und dadurch der Bereich der Duftwahrnehmung erweitert wird.

Die Vorstellung, daß die durch den Flügelschlag der Fledermäuse hervorgerufene Luftströmung eine für die olfaktorische Auswertung günstige Richtung nimmt, sollte deshalb auf ihre Richtigkeit untersucht werden.

Schließlich war auch noch zu prüfen, ob außer der bereits bekannten geschmacklichen Veränderung des Weines (Alterung) durch die Einwirkung von Ultraschall auch eine für den Menschen feststellbare geruchliche Veränderung auftritt.

Material und Methode

Zu allen Versuchen, bei denen Fledermäuse mitwirkten, wurden adulte Mausohren herangezogen. Käfer, Carabiden und Lamellicornier, wurden mit Fallen gefangen und in einem Becken, das Erde enthielt, gehalten, damit sie für die Versuche jederzeit greifbar waren.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 226—236

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

An technischen Geräten kamen in verschiedenen Kombinationen zur Anwendung: Ultraschall-Sender (Frequenzbereich 10 bis 60 kHz), Sinus-Generator „Heathkit" (Frequenzbereich 10 Hz bis 100 kHz), Ultraschall-Mikrofon mit Verstärker (Einsatzbereich bis über 100 kHz), Elektronenstrahl-Oszillograf „Philips" (Frequenzbereich bis 200 kHz), Analysenwaage „Sauter" (Wiegebereich 0,1 mg bis 200 g). Verschiedene einfachere Geräte wurden selbst angefertigt und in die jeweiligen Versuchsanordnungen eingebaut.

Von unserem Lautsprecher wurden die Laute fast immer mit seiner maximalen Intensität (10 Volt) ausgestrahlt und ein Abstand von etwa 8 cm zum Objekt eingehalten. Wir hatten nämlich festgestellt, daß Riechlaute in etwa 8 cm Entfernung vom Mund des Mausohrs die gleiche Intensität aufweisen (etwa 0,75 V), wie die Laute des Senders bei derselben Entfernung.

Versuche

Versuchsserie 1: Reflexion von U-Schallwellen an der Oberfläche des Mooses

Mit diesen Versuchen sollte festgestellt werden, ob ein Unterschied zwischen hoch- und niederfrequenten Lauten beim Eindringen in das Moos besteht, um ggf. eine Erklärung für die Änderung der Frequenzen bei den Lauten, die Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden abgeben, zu finden.

Hierzu wurde folgende Versuchsanordnung gebaut: Ein Holzrahmen mit den Ausmaßen 25×22×5,6 cm wurde auf der Unterseite mit Gaze bespannt und mit Moos ausgefüllt, so daß die Höhe des Mooses etwa 5 cm betrug. Zum Aufbau der Versuchsanordnung wurde ein Ultraschallsender, ein Sinus-Generator, ein Oszillograf und ein Ultraschallmikrofon mit Verstärker verwendet. Zuerst untersuchten wir die Reflexion der Laute an der Oberfläche des Mooses bei verschiedenen Frequenzen. Hierzu wurde ein Ultraschallsender in einem Winkel von etwa 25° zur Moosoberfläche eingestellt und an einem Stativ befestigt. Das Mikrofon wurde in gleicher Höhe seitlich vom Sender mit der Hand gehalten und so geführt, daß jeweils das Optimum des reflektierten Lautes empfangen wurde. Der Abstand Moos—Lautsprecher bzw. Mikrofon betrug 8 bis 15 cm. Die vom Generator erzeugten Impulse wurden mit dem Ultraschallsender ausgestrahlt, ihr reflektierter Anteil mit dem Mikrofon aufgenommen und über den Verstärker dem Oszillografen zugeleitet. Dort wurden die Werte vom Bildschirm abgelesen.

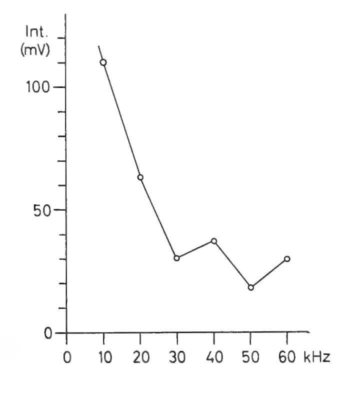


Abb. 1. Reflexion von Wellen gleicher Intensität an der Oberfläche des Mooses

Die Durchschnittswerte einer größeren Zahl von Versuchen gibt die Abb. 1 wieder. Aus der Kurve geht hervor, daß die Laute mit einer Frequenz um 10 kHz eine stärkere Reflexion erfahren, während die übrigen Laute, insbesondere im Frequenzbereich von 30—60 kHz, nur schwach reflektiert werden.

Versuchsserie 2: Fortpflanzung von U-Schallwellen im Moos

Da diese Versuche zeigen sollten, ob Impulse mit verschieden hohen Frequenzen sich im Moos unterschiedlich fortpflanzen, mußte die Versuchsanlage umgebaut werden. Wie Abb. 2 zeigt, wurde der Moosbehälter durch einen etwa 4 cm hohen Rahmen gehoben, um einen Hohlraum zu bekommen, in den das Mikrofon gelegt werden konnte.

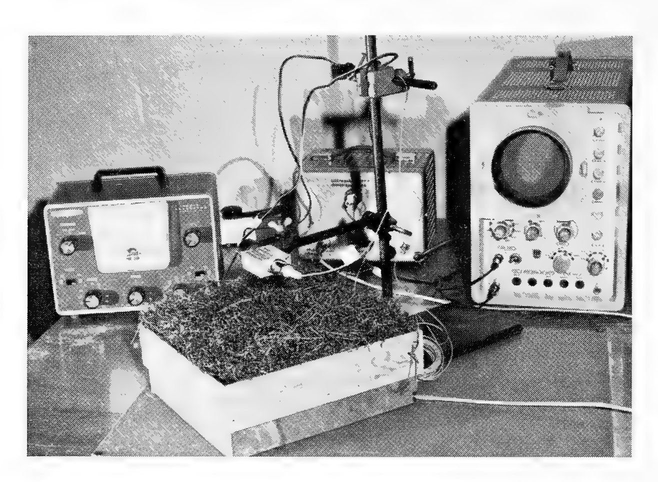


Abb. 2. Apparatur zur Messung der Fortpflanzung von U-Schallwellen im Moos. Vordergrund: Moosbehälter, darunter das Mikrofon (unsichtbar), am Stativ der Lautsprecher; Hintergrund: U-Schallgenerator, Verstärker und Oszillograf

Der Ultraschallsender wurde mit einem Abstand von etwa 8 cm vom Moos an ein Stativ montiert und senkrecht nach unten auf die etwa 5 cm hohe Moosschicht und damit auf das Mikrofon gerichtet. Die orientierende Einstellung wurde ohne Mooszwischenlage vorgenommen. Der Schall mußte also das Moos durchdringen, um auf das Mikrofon zu treffen, das über einen Verstärker mit dem Oszillograf verbunden war. Der Sinus-Generator wurde bei den Versuchen auf maximale Stärke (10 Volt) gestellt und die Beschallung mit 10 bis 60 kHz durchgeführt. Die in den einzelnen Frequenzbereichen angezeigten Amplituden wurden vom Bildschirm des Oszillografen

F./Nr.	1	2	3	4	5
10 kHz	0,32	0,16	0,10	0,10	0,12
20 "	0,15	0,15	0,14	0,10	0,09
30 "	0,13	0,13	0,06	0,04	0,06
40 "	0,17	0,14	0,06	0,03	0,02
50 "	0,13	0,08	0,05	0,02	0
60 "	0,16	0,08	0,04	0,01	0

Abb. 3. Beschallungswerte, Intensität in Volt, durch: 1 = Gaze ohne Moosschicht (Einstell- und Kontrollversuch); 2 = eine 5 cm hohe Moosschicht, locker, trocken; 3 = eine 5 cm hohe Moosschicht, dicht, trocken; 4 = eine 5 cm hohe Moosschicht, locker, angefeuchtet; 5 = eine 5 cm hohe Moosschicht, dicht, angefeuchtet

direkt abgelesen und in Volt angegeben. Entsprechend der Abb. 3 durchdringen niederfrequente Laute das Moos am leichtesten, während diese Fähigkeit mit steigenden Frequenzen immer mehr abnimmt und bei 60 kHz gleich Null ist. Die Durchschnittswerte gibt die Kurve in Abb. 4 wieder. Die Einzelwerte in Abb. 3 zeigen zudem, daß neben der Frequenz auch der Zustand des Mooses erheblichen Einfluß auf den Durchgang des Schalles hat. Die Durchgangswerte durch das Moos sinken nämlich entsprechend dem Zustand desselben von locker-trocken, dicht-trocken, locker-feucht, dicht-feucht, kontinuierlich ab, wobei im Extremfall eine vollständige Absorption der Laute bei einer Frequenz ab etwa 50 kHz erfolgt.

Als Ergebnis dieser Versuche können wir daher feststellen, daß bei steigender Frequenz eine immer stärkere Absorption der Laute beim Eindringen in das Moos

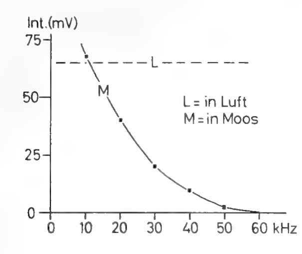


Abb. 4. Absorption der Schallwellen im Moos bei steigender Frequenz.

erfolgt, bis sie schließlich völlig absorbiert werden, d. h. niederfrequente Laute vermögen tiefer in das Moos einzudringen als hochfrequente. Darüber hinaus hat der Zustand des Mooses (Dichte, Feuchtigkeit) insofern Einfluß auf die Tiefe des Eindringens der Laute, als trockenes Moos die Laute weniger stark absorbiert als dichtes und feuchtes.

Versuchsserie 3: Einfluß der Ultraschallaute auf Wehrstoffe von Käfern

Die bekannte Tatsache, daß Carabiden sehr penetrant zu stinken vermögen, sowie die Untersuchungen von Schildknecht (1968) und seinen Mitarbeitern über die Wehrsekrete (Allomone) bei Käfern, gaben den Anlaß, diese Sekrete auf die Einwirkung von Ultraschall zu untersuchen[1]. Die Untersuchung der Gewichtsverluste von Methacrylsäure bei Beschallung mit Ultraschall wurde mit folgender Versuchsanordnung durchgeführt:

Der mit dem Sinus-Generator verbundene U-Sender wurde an einem Stativ befestigt und so aufgestellt, daß er senkrecht in die Methacrylsäure enthaltende flache Schale gerichtet war, die auf der Waagschale der Analysenwaage stand. Von einer Stoppuhr konnte die Dauer der Beschallung abgelesen werden. Zwischen dem Sinus-Generator und dem Sender wurde zur Unterbrechung des Lautes eine Morsetaste eingebaut, um die Laute der Fledermäuse einigermaßen imitieren und feststellen zu können, ob der unterbrochene Ton gegenüber dem Dauerton eine unterschiedliche Wirkung zeigt. Die Gewichtsverluste der Methacrylsäure, ohne und mit Beschallung bei verschiedenen Frequenzen, konnten der Analysenwaage entnommen werden. Bereits die ersten Übersichtswägungen zeigten erhebliche, schallbedingte Gewichtsverluste der Methacrylsäure. Daraufhin wurden die Versuche präzisiert, eine konstante Versuchszeit von 16 min eingehalten und die Raumtemperatur berücksichtigt. Die Gewichtsprüfungen wurden unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt, ohne Beschallung (normale Verdampfung), bei Dauerbeschallung in den Frequenzen von 15 bis 60 kHz und bei unterbrochener Beschallung (etwa 130 Schallstöße/min) in demselben Frequenzbereich. Auch die Menge der zu prüfenden Substanz (65, 120, 125 mg) wurde immer wieder geändert, um möglichst gesicherte Werte zu erhalten. Von einer großen Zahl von Versuchen wurden die Mittelwerte errechnet und grafisch dargestellt. In Abb. 5 zeigt ein Balkendiagramm den Gewichtsverlust der Methacrylsäure ohne und mit Beschallung bei verschiedenen Frequenzen und, mit Ausnahme bei 60 kHz, auch unter verschieden gearteten Bedingungen. Die Beschallung wirkt sich positiv auf die Höhe der Verdampfung der Methacrylsäure aus. In allen Frequenzen ist die Verdampfung bei Beschallung höher als bei Nichtbeschallung. Die unterbrochene Beschallung hat zudem, außer bei 15 und 60 kHz, eine weitere Steigerung der Verdampfung zur Folge. Die Differenz der Verdampfungswerte ist jedoch nicht in allen Frequenzen gleich groß. Ihre größte Differenz tritt bei 30 und 50 kHz auf und beträgt dort 5 mg/16 min, das Doppelte der Nichtbeschallung.

[1] Für die Überlassung von Methacrylsäure und eines entsprechenden Rates zur Durchführung der Untersuchung danke ich Herrn Kollegen Schildknecht bestens.

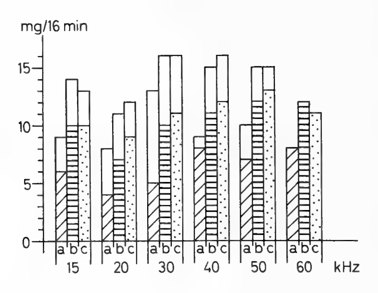


Abb. 5. Methacrylsäure-Verdampfung. Gewichtsverluste in mg/16 min, Raumtemperatur 20,5—22,5° C. a = ohne Beschallung; b = bei Dauer-Beschallung; c = bei Morse-Beschallung (etwa 130 Schallstöße/min). Säulen schraffiert bzw. punktiert: Verdampfung in flacher Schale. Säulen unstrukturiert: Verdampfung auf Filterpapier

Durch Morse-Beschallung entsteht bei 20 kHz gegenüber der Dauerbeschallung eine maximale Erhöhung des Verdampfungswertes um 2 mg. Doch fällt dieser Wert mit steigender Frequenz kontinuierlich und sinkt bei 60 kHz sogar unter den Wert der Dauerbeschallung. Die Verdampfung der Methacrylsäure auf Filterpapier, die wegen der ähnlich gelagerten Situation im biologischen Bereich von besonderem Interesse ist, wird in Abb. 5 durch die aufgesetzten, nicht strukturierten Säulen dargestellt. Erwartungsgemäß liegen die Verdampfungswerte bei gleicher Verdampfungsfläche wie in den vorhergehenden Versuchen erheblich höher. Während sich die Dauerbeschallung deutlich bemerkbar macht (bei 30 kHz 3 mg mehr), wirkt sich die Unterbrechung des Lautes nur in den Frequenzen von 20 und 40 kHz positiv aus.

Erheblichen Einfluß auf die Verdampfungswerte hat, wie aus Abb. 5 hervorgeht, die Temperatur. Die unterschiedlichen Werte der Verdampfung bei Nichtbeschallung sind auf die Raumtemperatur zurückzuführen, die zwischen 20,5 und 22,5° C schwankte.

Versuchsserie 4: Gewichtsverlust lebender Käfer bei U-Beschallung

Ausgehend von der These, daß durch U-Schallaute der Mausohren an Insekten Duftmoleküle in erhöhtem Maße freigesetzt werden, wurde untersucht, ob und in welchem Ausmaß sich ein Gewichtsverlust an lebenden Käfern bei Beschallung gegenüber Nichtbeschallung feststellen läßt.

Die Versuchsanordnung der Versuchsserie 3 konnte zu diesen Versuchen beibehalten werden. Lediglich die flache Schale wurde durch ein 50-ml-Becherglas ersetzt, damit die Käfer nicht entkommen konnten.

Zu den Versuchen wurden Käfer herangezogen, die von den Mausohren besonders gern gefressen werden, Carabiden und Lamellicornier. Sie wurden in das Becherglas gesetzt, auf die Waagschale gestellt und bei einer Entfernung von etwa 8 cm mit dem U-Schallsender bei maximaler Einstellung (10 V) des Generators mit verschiedenen Frequenzen beschallt. Die Gewichtsverluste zwischen Nichtbeschallung und Beschallung wurden der Waage entnommen, die Versuchsdauer auf 30 bzw. 40 min festgelegt, um markante Werte zu erhalten.

a. Carabiden

Zuerst wurden Laufkäfer untersucht. Nach ersten Orientierungsversuchen, die alle positiv verliefen, wurde mit der Registrierung der zahlreichen Versuche begonnen und die Beschallungsdauer auf 40 min festgesetzt. Sehr bald zeigte sich, daß die meisten Käfer auch bei Nichtbeschallung Gewichtsverluste erleiden. Die angegebenen Werte stellen Mittelwerte von mehreren Versuchstieren bzw. wiederholten Versuchen dar. Die Gewichtsverluste erhöhten sich bedeutend mit dem Einsetzen der Beschallung, auf die die Tiere selbst keine deutliche Reaktion zeigten. Bemerkenswert ist, daß die größten Gewichtsverluste bei der Beschallung mit einer Frequenz von etwa 20 kHz auftraten, obwohl die Tiere nicht etwa immer in steigender, sondern auch in wechselnder Reihenfolge mit den verschiedenen Frequenzen beschallt wurden. Die höch-

sten Gewichtsverluste mit 2,5 mg bei 20 kHz finden sich bei *Abax ater* (Abb. 6) mit einem Körpergewicht von durchschnittlich 180 mg. Mit steigenden Frequenzen fallen die Verluste jedoch ab. Einen ähnlichen Verlauf nimmt die Kurve des nur 80 mg wiegenden *Abax parallelus*, während *Anisodactylus* den höchsten Verlust (0,8 mg) bei 30 kHz aufweist.

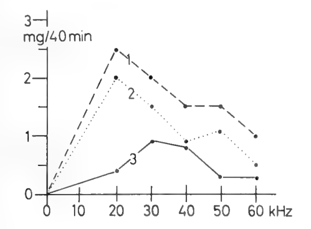


Abb. 6. Frequenzabhängige Gewichtsverluste beschallter Laufkäfer in mg/40 min. 1 = *Abax ater;* 2 = *Abax parallelus;* 3 = *Anisodactylus binotatus*

Durch die Unterbrechung des Schalles konnte trotz zahlreicher Versuche kein positives Ergebnis erzielt werden. Alle Werte der Morse-Beschallung liegen entweder gleich hoch oder bei höheren Frequenzen geringfügig tiefer als bei Dauerschall.

b. Lamellicornier und Staphyliniformier

Auch mit Vertretern von Blatthorn- und Aaskäfern, die wir als gern genommenes Futter für die Mausohren verwenden, stellten wir entsprechende Versuche an. Doch hielten wir hier hauptsächlich die Gewichtsverluste zwischen Nichtbeschallung und Beschallung mit einer Frequenz von 20 kHz fest, auf die es hauptsächlich ankommt. Ein Teil der Ergebnisse aus einer großen Zahl von Versuchen gibt Abb. 7

Art / Frequenz kHz	0	20	
		D	M
Geotrupes silvaticus	1,5	4	4
Necrophorus interruptus	1	3	2
" germanicus	7	10	10

Abb. 7. Einfluß von U-Schall auf das Gewicht von Lamellicorniern und Staphyliniformiern. Gewichtsverluste in mg/40 min bei Dauer- und Morse-Beschallung

wieder. Mit einer Erhöhung der Gewichtsverluste bei Beschallung um 2,5 bis 3 mg tritt die Wirkung des U-Schalls deutlich zu Tage. Auch hier brachte die Unterbrechung des Schalls keine nennenswerte Änderung der Verdampfungswerte.

Versuchsserie 5: Strömungsversuche

Entsprechend der Vorstellung, daß die durch die Funktion der Riechlaute im erhöhten Maß freiwerdenden Duftmoleküle ggf. auch durch den Luftstrom des Flügelschlages den Mausohren zugeführt würden, untersuchten wir die Wirbelströmung, die beim niedrigen Überfliegen des Bodens bzw. beim Rütteln unmittelbar über demselben oder vor einer Wand auftritt. Hierzu fertigten wir nach mehreren Fehlversuchen eine gut funktionierende Apparatur an, mit der wir die Luftströmung sichtbar machen konnten. Sie bestand aus einem 0,5-l-Schraubenglas, dessen Deckel durch einen trichterförmigen Pappaufsatz ersetzt und an der Spitze durchbohrt wurde. Mit einem Schlauch, der mit einer Luftpumpe verbunden war, wurde Luft in das Glas geleitet. In diesem wurde ein Rauchhütchen entzündet und der austretende Luftstrom auf diese Weise in eine kontinuierliche Rauchfahne verwandelt.

Bei den Versuchen wurde die Apparatur (Abb. 8) vor eine senkrechte Bretterwand gestellt und ein Mausohr mit der Hand so gehalten, wie diese Tiere gelegentlich vor einer Wand zu rütteln pflegen. Durch den Flügelschlag entstand eine Luftströmung, die sich in der Höhe des hinteren Körperteiles vom Tier in Richtung Wand wegbewegte, dort jedoch reflektiert und in die Kopfgegend des Tieres zurückgeworfen wurde, was aus Abb. 8 klar hervorgeht. Dieser Versuch bestätigte eindeutig die vermutete Luftströmung, die auch bei freifliegenden Tieren zu beobachten ist, wenn sie unmittelbar über dem Boden rüttelnd trockenes Moos aufwirbeln.

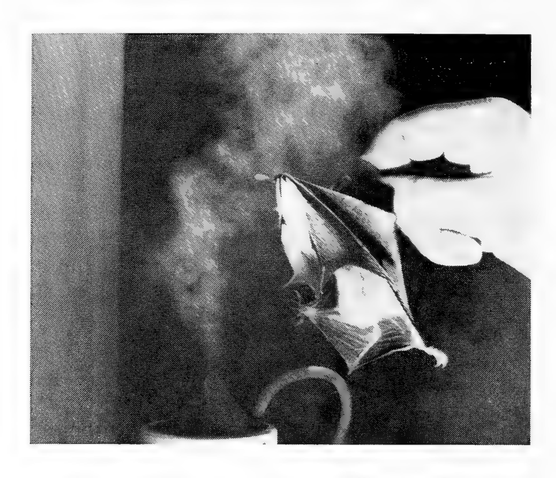


Abb. 8. Mit Rauch sichtbar gemachte Luftströmung beim Flügelschlag eines Mausohrs. Von links: Bretterwand, Raucherzeuger mit zuführendem Luftschlauch, Rauchfahne, Fledermaus am Genick gehalten mit gerade niedergeschlagenen Flügeln

Versuchsserie 6: Riechversuche mit Menschen

Bei diesem letzten Versuch sollte untersucht werden, ob neben der leicht feststellbaren geschmacklichen Veränderung des Weines durch die Einwirkung von U-Schall auch eine vom Menschen feststellbare geruchliche Veränderung auftritt. Folgende Versuchsanordnung wurde getroffen: Der Sinus-Generator, der Verstärker und der Sender wurden auf einem Tisch so aufgebaut, daß der an einem Stativ befestigte Sender leicht transferiert werden konnte. Außerdem wurden drei Weingläser, gut zur Hälfte mit Wein gefüllt, aufgestellt, der U-Schallsender senkrecht in ein Glas gerichtet und dieses 10 min mit 20 kHz bei maximaler Einstellung des Generators (10 V) beschallt. Anschließend wurde der Sender zur Seite gestellt. Die Versuchspersonen mußten durch Beriechen der Gläser das beschallte herausfinden. Zwei Richter des Oberlandesgerichtes Bamberg, träger hochsensibler Nasen, insbesondere für Weingerüche, vermochten mit absoluter Sicherheit das beschallte Glas ausfindig zu machen. Ihre Aussage, daß sie das beschallte Glas am intensiveren bzw. anders gearteten Geruch erkennen, ist hierbei besonders aufschlußreich. Mit diesen Versuchen wird gezeigt, daß die U-Schallaute eine auch für den Menschen feststellbare Erhöhung der Konzentration von Duftmolekülen bewirken.

Versuchsergebnisse

In den Versuchsserien 1 und 2 wurde die Fähigkeit des U-Schalls in Moos einzudringen bzw. dieses zu durchdringen untersucht mit dem Ergebnis, daß Laute mit einer Frequenz von 10 bis 30 kHz an der Oberfläche des Mooses am stärksten reflektiert werden, die Reflektion mit steigender Frequenz jedoch kontinuierlich absinkt. Der leicht reflektierte Teil der Schallwellen des niedrigen Frequenzbereiches dringt dagegen am tiefsten in das Moos ein, während die Laute mit höheren Frequenzen

in den Bereichen von 50 bis 60 kHz bereits in einer Tiefe von 5 cm vollständig absorbiert werden.

Die Untersuchung des Einflusses von U-Schall auf die Höhe der Verdampfung von Methacrylsäure, 200 ppm Hydrochinon, in der Versuchsserie 3 ist von besonderer Bedeutung, weil diese Säure ein Allomon einiger Carabiden (*Abax ater* und *A. parallelus*) ist, die wir auch lebend untersuchten. Die Wirkung des U-Schalls auf die Höhe der Verdampfung des Allomons ist überraschend groß. Bei Dauerbeschallung wird die Verdampfung von 3 bis 5 mg/40 min gegenüber der Nichtbeschallung erhöht. Die Morse-Beschallung, etwa 130 Stöße/min, wirkt sich bei einer Frequenz von 20 kHz durch eine weitere Erhöhung von 2 mg positiv auf diesen Prozeß aus.

Die Verdampfung auf Filterpapier, die den Verhältnissen an lebenden Tieren am nächsten steht, ist sowohl ohne als auch mit Beschallung erheblich höher als bei stehender Flüssigkeit, besonders im Frequenzbereich von 30 kHz, wo die Erhöhung ohne Beschallung 8 mg, mit Beschallung dagegen 14 mg beträgt. Die Beschallung hat also einen erheblichen Einfluß auf die Höhe der Verdampfung und damit auf die Intensität des Geruches.

In der Versuchsserie 4 zeigte die Beschallung lebender Käfer, daß sich die am reinen Stoff der Allomone erzielten Ergebnisse tatsächlich am lebenden Objekt wiederholen.

Bei den Laufkäfern tritt eine Erhöhung der Gewichtsverluste von 2 mg/40 min und bei den Blatthorn- bzw. Aaskäfern eine solche von 2,5 bis 3 mg bei Beschallung ein. Die Morse-Beschallung bewirkt keine weitere Änderung an Gewichtsverlusten. Die Gewichtsverluste, die bei den Käfern auftreten, sind somit eindeutig auf die Wirkung des U-Schalls zurückzuführen.

Die Strömungsversuche in der Versuchsserie 5 zeigten durch die sichtbar gemachte Wirbelströmung, daß durch den Flügelschlag einer rüttelnden Fledermaus tatsächlich ein Luftstrom entsteht, der von der Unterlage, z. B. einer Wand, reflektiert wird und direkt am Kopf des Tieres vorbeizieht. Der Verlauf dieser Strömung ist geeignet, dem Mausohr Duftstoffe von Beutetieren zuzuführen, die auf dem Boden oder an einer Wand sitzen.

Schließlich konnte in der Versuchsserie 6 die Intensivierung des Geruchsstoffes bei der Beschallung des Weines aufgezeigt werden. Die persönliche Aussage der Versuchspersonen, daß sie das beschallte Glas mit Wein am intensiveren bzw. anders gearteten Geruch erkennen, bestätigt die selbst von den Menschen erkennbare Zunahme der Duftintensität, hervorgerufen durch die Wirkung des U-Schalls.

Diskussion

Auf verschiedenen Wegen und mit unterschiedlichen Methoden wurde versucht, die Wirkungsweise und Funktion niederfrequenter U-Laute (Riechlaute) der Mausohrfledermaus zu erfassen. Die aufgrund von Versuchen, von Verhaltensweisen der Tiere, von Analogieschlüssen und Hypothesen gewonnenen Vorstellungen über die Wirkung der Riechlaute (Kolb 1973) konnten zum allergrößten Teil durch die jetzigen Versuche bestätigt werden. Die Annahme jedoch, daß Mausohren wegen Energieersparnis niederfrequente Laute aussenden, kann nicht aufrecht erhalten werden. Da diese Laute, wie die Versuche zeigten, tiefer in das Moos eindringen als hochfrequente, muß gefolgert werden, daß die Mausohren diese niederfrequenten Laute „absichtlich" ausstoßen. Denn nur mit ihrer Hilfe vermögen sie auch tiefer im Moos sitzende Käfer bzw. Larven zu erreichen und ihren Duft zu intensivieren, was biologisch von erheblicher Bedeutung ist, da die Bodennahrung die Mausohren befähigt, besonders Nahrungsengpässe zu überwinden. Hierbei könnten diese niederfrequenten Laute nur

in Ausnahmefällen als Ortungslaute fungieren, da aufgrund der Versuchsergebnisse ein Echo nur aus einer Moostiefe von etwa 2,5 cm zu erwarten wäre, was für die natürlichen Verhältnisse zu gering ist. Zudem dürften alle Echos aus Moosen fragmentarisch und damit nicht charakteristisch sein.

Erfreuliche Ergebnisse haben die Versuche mit Methacrylsäure gebracht, dem Allomon einiger Carabiden, der gern genommenen Nahrung der Mausohren. Am reinen Stoff des Allomons zeigte sich die Wirkung des U-Schalls durch eine wesentliche Erhöhung der Verdampfungswerte (3 bis 5 mg) bei Beschallung der stehenden Flüssigkeit. Die Verdampfung des Allomons auf Filterpapier, die den natürlichen Verhältnissen wohl am nächsten steht, demonstriert mit einer weiteren Erhöhung der Verdampfungswerte um 6 mg klar und eindeutig die Wirkung des U-Schalls.

Die markanten Gewichtsverluste lebender Käfer bei Beschallung stellen das letzte Glied der Beweise dar, daß niederfrequente U-Laute tatsächlich die Erhöhung der Duftkonzentration bewirken. Die Wirkungsweise der U-Laute beruht, entsprechend den Versuchsergebnissen, auf der Erhöhung der Verdampfung des Duftstoffes, was zur Folge hat, daß dessen Konzentration in unmittelbarer Nähe eines Insektes erhöht wird. Aufgrund der Eigenschaft der Gase, sich gleichmäßig im Raum auszubreiten, wird der Duftmantel um ein Insekt erweitert und damit der Bereich der Duftwahrnehmung vergrößert. Für die freigesetzten Duftmoleküle dürfte jedoch nur selten die Möglichkeit bestehen, sich ungehindert nach allen Seiten auszubreiten. Bei allen auf dem Boden, an einer Wand oder auf irgendeiner breiteren Unterlage sitzenden Insekten ist die Ausbreitung der Duftmoleküle nur nach einer Seite möglich, was schließlich zur einseitigen Ausweitung des Duftbereiches in Richtung zur schallenden Fledermaus führt. Hieraus läßt sich auch erklären, warum eine Fledermaus erst nach einigem Rütteln über dem Boden oder vor einem Insekt, das an einer Wand sitzt, zugreift. Sehr schön zeigten dies auch frühere Versuche, bei denen Mausohren über dem Futterfeld kurz rüttelten und sich anschließend sicher an der Stelle niederließen, wo tote Mistkäfer unter Moos verborgen waren. Fliegende Insekten ziehen dagegen einen Duftstreifen hinter sich her und ermöglichen dadurch eine zusätzliche olfaktorische Ortung. Da die „Weinriecher“ das beschallte Glas mit Wein ebenfalls am intensiveren bzw. anders gearteten Geruch erkannten, bestätigen sie durch ihre Aussage den oben geschilderten Prozeß der Erhöhung der Duftintensität, der dort durch Gewichtsverluste in Erscheinung tritt.

Meine anfängliche Vermutung, daß Carabiden U-Schallaute hören und hierauf mit der Abgabe von Allomonen reagieren, hat sich nicht bestätigt. Somit beruht die Erhöhung der Duftkonzentration auch bei Insekten nicht auf einer indirekten Wirkung, hervorgerufen durch die erhöhte Abgabe von Duftstoffen auf U-Laute, sondern auf der direkten Einwirkung der U-Laute auf die Erhöhung der Verdampfungsquote des Duftstoffes. Gerade dies rechtfertigt die Bezeichnung dieser Laute als „Riechlaute“.

Sowohl die Methacrylsäure als auch lebende Käfer zeigten deutliche, schallbedingte Gewichtsverluste auch bei höheren Frequenzen. Dadurch kommt zum Ausdruck, daß auch Laute höherer Frequenz, also auch die Ortungslaute der Fledermäuse, in der Lage sind, Duftmoleküle freizusetzen, zumal diese mit etwa der doppelten Intensität der Riechlaute ausgestoßen werden. Die Ortungslaute haben also tatsächlich eine bereits früher (Kolb 1973) vermutete Doppelfunktion, nämlich Echos und Duftstoffe zu vermitteln. Wenn die Erhöhung der Duftintensität auch nur eine Nebenfunktion der Ortungslaute darstellt und diese nur bei bestimmten Situationen wirksam werden dürfte, so lassen sich beide Funktionen doch nicht voneinander trennen.

Immer wenn ein Insekt auf einer breiteren Unterlage sitzt, kommt noch hinzu, daß die durch den Flügelschlag einer rüttelnden Fledermaus hervorgerufene Luftströmung, von der Unterlage reflektiert, eine Wirbelströmung hervorruft, die direkt an ihrem Kopf vorbeizieht. Beim Rütteln kommen also zwei Komponenten zur Wir-

kung, die Erhöhung der Duftkonzentration durch U-Laute und der Transport der Duftmoleküle durch die entstehende Wirbelströmung. Sie erleichtern der Fledermaus das Erkennen der Nahrung mit Hilfe des Geruchssinnes.

Entgegen meiner früheren Annahme ist der beim Ausstoß eines U-Lautes auftretende Luftstrom sehr schwach. Die Versuche hierzu zeigten in unmittelbarer Nähe der Mundöffnung eine so geringe Intensität und Reichweite dieser Strömung, daß eine Reflexion derselben von irgendeinem Objekt kaum in Frage kommen dürfte. Der beim Aussenden der Impulse entstehende, sehr schwache Luftstrom hat somit keinen nachweisbaren Einfluß auf den Transport von Duftmolekülen. Obwohl auf vielfache Weise dargelegt werden konnte, daß der Duft der Insekten zum leichteren Auffinden bzw. Erkennen der Beute durch U-Laute noch erhöht werden kann, die Wirbelströmung noch eine zusätzliche Funktion erfüllt, soll damit nicht der Eindruck erweckt werden, als würden die Ortungslaute beim Nahrungserwerb eine unbedeutende Rolle spielen. Das ist absolut nicht zutreffend. Vielmehr treten die Riechlaute nur dort und dann in Funktion, wenn das akustische Ortungssystem aufgrund der Situation nicht in der Lage ist, die Beute ausfindig zu machen oder als solche eindeutig zu erkennen. Ein Zusammenwirken beider Ortungsmöglichkeiten dürfte, wenn auch mit sehr variierenden Anteilen, nicht selten erfolgen. Auch bei den Versuchen GRIFFIN's, der Mehlwürmer und ähnlich gestaltete ungenießbare Scheiben in die Luft warf und die Versuchstiere beides zu unterscheiden lernten, vermute ich ein Zusammenwirken der akustischen und olfaktorischen Ortung. In meinen Versuchen (KOLB 1961) habe ich jedenfalls für ein solches Zusammenwirken zahlreiche Hinweise.

Zusammenfassung

Die Versuche über die Eigenschaften der Riechlaute, niederfrequenter Laute (16 bis 35 kHz), der Mausohren beim Eindringen in das Moos ergaben, daß diese an der Oberfläche desselben stärker reflektiert werden als Laute höherer Frequenzen. Dagegen durchdringen die Riechlaute noch eine 5 cm dicke Moosschicht, während Laute im Bereich von 50 bis 60 kHz hierbei völlig absorbiert werden. Es muß daher angenommen werden, daß Mausohren bei der Nahrungssuche auf dem Boden „absichtlich" niederfrequente Laute ausstoßen, um verborgene Insekten zu erreichen.

Durch die Beschallung der stehenden Flüssigkeit von Methacrylsäure, dem Allomon einiger Carabiden, mit U-Schallauten (15 bis 60 kHz) wird die Verdampfungsquote um 3 bis 5 mg/16 min, durch die Beschallung von Methacrylsäure getränktem Filterpapier um weitere 6 mg/16 min erhöht.

Die U-Beschallung erzeugt auch bei Käfern erhöhte Gewichtsverluste von 2,5 bis 3 mg und demonstriert damit eindeutig die Wirkung der Riechlaute auf die Erhöhung der Verdampfungsquote von Duftstoffen. Da die beschallten Käfer keine erkennbare Reaktion auf U-Laute zeigten, beruht die Erhöhung der Verdampfungsquote auf der direkten Einwirkung des U-Schalls auf den Duftstoff.

Auch Versuchspersonen erkennen ein beschalltes Glas mit Wein und bringen dadurch deutlich zum Ausdruck, daß durch die Beschallung eine auch für den Menschen erkennbare Erhöhung der Duftkonzentration entsteht.

Bei der Beschallung von Methacrylsäure und lebender Käfer lösten auch höherfrequente U-Laute markante Gewichtsverluste aus. Somit haben die höherfrequenten Ortungslaute eine Doppelfunktion, die der Ortung und die der Duftverstärkung, wenn auch letztere eine erheblich geringere Rolle spielt.

Die Wirkung der U-Laute wird im Lösen oberflächlich liegender Duftmoleküle am Beutetier gesehen, die sich anschließend aufgrund der Diffusion der Gase ausbreiten, und zwar situationsbedingt in Richtung der schallenden Fledermaus.

Beim Rütteln einer Fledermaus über dem Boden oder vor einer Wand entsteht eine Wirbelströmung, die, von der Unterlage reflektiert, direkt am Kopf des Tieres vorbeizieht und ihm dabei Duftstoffe zuführt.

Summary

Function and mode of action of the so-called olfactory sounds of the mouse-eared bat, Myotis myotis

Experiments on the properties of olfactory sounds, low frequency sounds (16—35 kHz), of mouse-eared bats on entering into moss showed, that these are reflected at its surface more intensely than sounds of higher frequencies. Olfactory sounds on the other hand penetrate yet a layer of moss 5 cm thick, while sounds in the 50—60 kHz range are entirely absorbed at this. Therefore it must be assumed, that in search of food on the ground mouse-eared bats "deliberately" emit low frequency sounds to reach hidden insects.

Treatment of the stagnant fluid of methacrylic acid, the allomone of some Carabides, with ultrasonic sounds (15—60 kHz) raises the evaporation quota by 3 to 5 mg per 16 min, that of filter paper soaked with methacrylic acid by additional 6 mg per 16 min.

Likewise in beetles ultrasonic treatment produces increased losses in weight of 2,5 to 3 mg, difinitely demonstrating therewith the effect of olfactory sounds upon the increase of evaporation quota of odorous substances. Since beetles exposed to sound fail to exhibit any recognizable reaction to u-sounds, the increase of the evaporation quota is based on the direct impact of u-sounds upon the odorous substances.

Test persons also recognize a sound-treated glass of wine, expressing thereby clearly, that there results from sound treatment a rise of odour concentration recognizable even to man.

During sound treatment of methacrylic acid and of live beetles higher frequency u-sounds caused marked losses in weight also. Thus higher frequency orientation sounds posses a double function, i. e. that of orientation and that of intensifying odour, though the latter plays a considerably minor role.

The effect of a u-sound is considered to consist in detaching odour molecules situated superficially on the animal of prey, which subsequently propagate on account of the diffusion of gasses, and that, necessitated by the situation, in the direction of the sounding bat. During stationary flight of a bat over the ground or in front of a wall, there arises a turbulence, which after reflection at the base directly passes by the animals' head thereby conveying odorous substance to it.

Literatur

Griffin, D. R.; Friend, J. H.; Webster, F. A. (1965): Target discrimination by the echolocation of bats. J. Exptl. Zool. **158,** 155—168.

Kolb, A. (1961): Sinnesleistungen einheimischer Fledermäuse bei der Nahrungssuche und Nahrungsauswahl auf dem Boden und in der Luft. Z. vergl. Physiol. **44,** 550—564.

— (1973): Riechverhalten und Riechlaute der Mausohrfledermaus *Myotis myotis.* Z. Säugetierkunde **38,** 277—284.

Pütz, J. (1973): Hifi, Ultraschall u. Lärm. Köln: Verlagsges. Schulfernsehen.

Schildknecht, H.; Maschewitz, V.; Winkler, H. (1968): Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsen-Sekrete. Die Naturwissenschaften **3,** 112—117.

Schildknecht, H. (1972): Allomone, Abwehrstoffe der Arthropoden. Mitt. d. Verb. D. Biologen 1972.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Anton Kolb, Biologisches Institut, Gesamthochschule Bamberg, Jesuitenstr. 2, D — 8600 Bamberg

Beiträge zur Kenntnis von *Dryomys laniger* Felten et Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia)

Von Friederike Spitzenberger

Eingang des Ms. 16. 6. 1975

Die wenigen paläarktischen Schläferarten (Gliridae) haben dank ihrer interessanten phylogenetischen und ökologischen Beziehungen untereinander und sicher nicht zuletzt wegen ihres ansprechenden Äußeren das besondere Interesse der Säugetierforscher erweckt. Trotz des geringen vorliegenden Materials ist es daher von Interesse, die Befunde an dem erst spät (1966) und sicherlich unerwartet entdeckten Felsenschläfer, *Dryomys laniger,* mitzuteilen und sie mit unseren bisherigen Kenntnissen in Beziehung zu bringen.

Die Mitteilung (Felten und Storch 1968) über den bemerkenswerten Fund des Typusexemplares im anatolischen Taurusgebirge veranlaßte mich, mehr Information über dieses interessante Tier zu sammeln (Spitzenberger 1973, 1974). Vorliegende Arbeit stellt alle zusätzlichen Daten, die ich während meiner Exkursionen in Anatolien über diese Art zusammentrug, vor.

Material

Derzeit liegen insgesamt 28 (11 Männchen, 17 Weibchen) Exemplare (Balg, Schädel, Skelett) von 4 Fundorten vor. Das Material wird in den Museen Senckenberg in Frankfurt/Main (Holotypus, leg. Felten und Mitarbeiter), Naturhistorisches Museum Wien und Sammlung des Instituts für Spezielle Zoologie der Universität Izmir/Türkei (leg. Spitzenberger und Mitarbeiter) aufbewahrt.

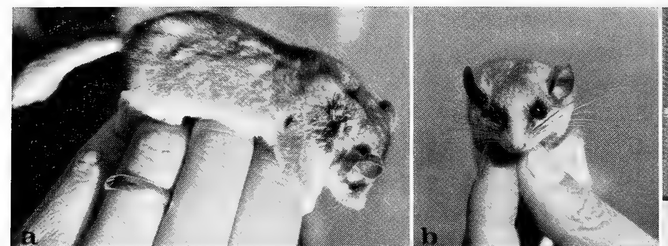
Form und Funktion

Eine detaillierte Beschreibung des Felsenschläfers mit Maßangaben und ein eingehender Vergleich mit dem Baumschläfer, *Dryomys nitedula,* finden sich in der gut bebilderten Originalbeschreibung und bei Spitzenberger (1973). Die Mitteilung von Felten et al. (1971b) enthält ein Farbfoto. In der folgenden Kurzbeschreibung sollen vor allem diejenigen Merkmale und Eigenschaften herausgestrichen werden, die *D. laniger* als hervorragend angepaßten Bewohner felsiger Ökosysteme im Gebirge kennzeichnen. Die relative Verkürzung der Körperanhänge (Schwanz, Ohren, Hinterfüße) bei mit kleinasiatischen *D. nitedula* gleicher Kopfrumpflänge ist als Anpassung an das rauhe Gebirgsklima zu bewerten. Ähnlich wie beim Gartenschläfer (Kahmann und Staudenmayer 1969) variiert die Schwanzlänge unabhängig vom Geschlecht sehr stark, wie die folgende Aufstellung individueller Schwanzlängenwerte erwachsener Felsenschläfer aus Ciglikara zeigt.

Schwanzlänge in mm	57	62	65	66	68	69	76
Anzahl der Individuen (nach Geschlechtern getrennt)	1 ♂	2 ♀	1 ♂, 1 ♀	1 ♂	1 ♂	1 ♀	1 ♀

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 237—249

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7



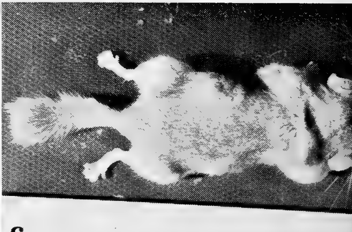


Abb. 1. Habitusfotos eines (frischtoten) Felsenschläfers *(Dryomys laniger).* (Inlice Yayla, S Hadim, Vil. Konya)

D. laniger ist im Adultkleid (nach der Überwinterung) oberseits hellgrau mit einer Beimischung bräunlicher Töne. Dem Jugendkleid (= 1. Kleid nach dem Verlassen des Nestes) fehlt dieser warme bräunliche Anflug, wodurch es dunkler und stumpfer grau wirkt. Die Unterseite ist weiß (Abb. 1a). Das brauchbarste Unterscheidungsmerkmal zwischen Jugend- und Alterskleid ist wohl die Behaarung des Schwanzes. Wie bei vielen Schläferarten ist der im Alterskleid dicht zweizeilig behaarte Schwanz im Jugendkleid viel kürzer behaart und wirkt fast rund (Abb. 2).

Im Jugend- und Alterskleid ist das Auge von einem schmalen, maximal 1 mm breiten schwarzen Ring eingefaßt (Abb. 1b). Keines der vorliegenden Exemplare zeigt eine Ausdehnung dieses schmalen Augenringes in Richtung auf die für die beiden *Eliomys*-Arten und *Dryomys nitedula* charakteristische schwarze Maske. Im gemeinsamen Besitz dieser Zeichnung erblickt Kratochvil (1973) ein (weiteres) Indiz für die engen verwandtschaftlichen Beziehungen dieser beiden Gattungen. Daß diesem Merkmal aber tatsächlich solche Bedeutung für die Erhellung stammesgeschichtlicher Beziehungen zukommt, ist angesichts der Verschiedenheit der beiden *Dryomys*-Arten anzuzweifeln. Ob der Verlust dieser dunklen Augenbinde als Adaption gedeutet werden kann, ist ebenfalls fraglich, da der in ähnlichen Felsbiotopen lebende *Eliomys melanurus* keine Reduktion der Kopfzeichnung erkennen läßt.

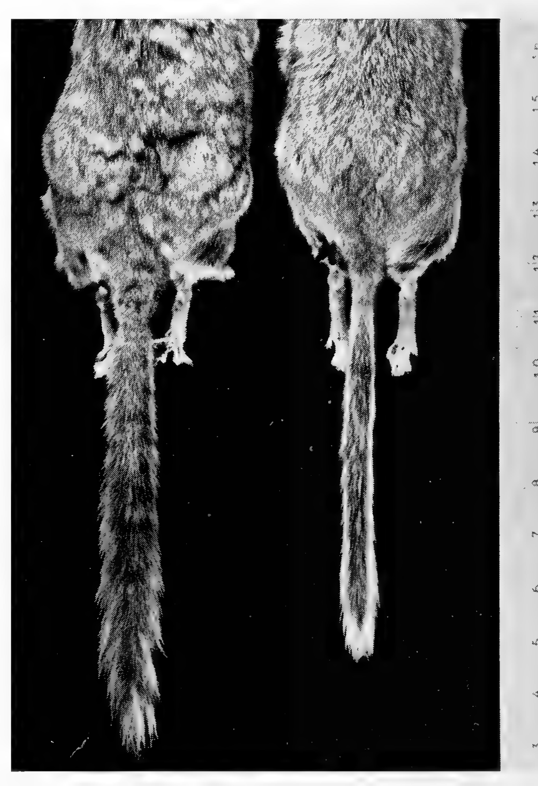


Abb. 2. Schwanzbehaarung eines adulten (links) und eines juvenilen (rechts) Felsenschläfers

Abbildung 1c zeigt die weiche, durch einen hohen Wollhaaranteil verursachte Fellstruktur des Felsenschläfers. Selbst wenn man Baumschläfer aus mittelasiatischen

Hochgebirgen mit Felsenschläfern vergleicht, fällt sofort die weitaus straffere Fellstruktur des Baumschläfers auf. Bekanntlich ist diese Fellbeschaffenheit zusammen mit der silbergrauen Färbung ein gemeinsames Merkmal vieler felsliebender Hochgebirgstiere (z. B. Chinchilla, Hasenmaus, Schneemaus und *Crocidura pergrisea*). Sie bewirkt Wärmeisolation durch Luftspeicherung zwischen den Haaren, was vor allem in Karstgebieten mit ihrem extremen Temperaturgang zwischen Tag und Nacht von erheblichem Vorteil ist.

Der Felsenschläfer hat mehr und längere Oberlippen-Vibrissen als der Baumschläfer (Abb. 1c). Die längste Vibrisse eines felsbewohnenden Baumschläfers aus dem Kirgisischen Alatau (NMW 14604) mißt 34,5 mm, die längste eines Felsenschläfers (NMW 13283) hingegen 42 mm. Diese Merkmalsausprägung ist, wie auch die später zu besprechenden Schädelmerkmale, charakteristisch für Felsspaltenbewohner.

Die in Zusammenhang mit der außerordentlichen Kletterfähigkeit der Art (s. Kapitel Verhalten) stehende Ausbildung und Anordnung der Pelotten (Spitzenberger 1974) und deren histologischer Bau (Eberl-Rothe 1974) wurden bereits an anderer Stelle behandelt.

Der Schädel des Felsenschläfers wirkt zart und grazil. Verglichen mit der Schädellänge ist die Mandibel auffällig kurz und niedrig, sie bietet die besten metrischen Unterscheidungsmerkmale gegenüber *D. nitedula.* Bei mit dem Baumschläfer etwa gleich großer Condylobasallänge hat *D. laniger* einen deutlich flacheren Schädel, auch laden die Jochbögen weniger weit aus. Der rostrale Schädelteil ist schmal und spitz. Ganz ohne Frage stehen auch diese Merkmale mit der Lebensweise unseres Schläfers in Zusammenhang. Ähnlich wie die ebenfalls im taurischen Karst beheimatete *Crocidura pergrisea arispa* (Spitzenberger 1971) bewohnt *D. laniger* Kluft- und Fugensysteme in Blockverstürzen. Ein flacher, zugespitzter und in den Außenmaßen wenig breiter Schädel erlaubt das Passieren von Engstellen in einem derartigen Hohlraumsystem.

Anpassungen an felsiges Substrat bei Kleinsäugern

Unter dem Kapitel Substratanpassungen (Alpiner Fels) terrestrischer Vertebraten zählt Hoffmann (1974) nur die diversen Kletter- und Haftanpassungen sowie charakteristische Zufluchtstätten und Bausysteme mittelgroßer (z. B. *Ochotona*) und großer (z. B. *Rupicapra*) Säuger auf. Auch Haltenorth (1975) erwähnt unter den petrophilen Gebirgsbewohnern nur diejenigen Formen, die auf Fels klettern, ihn als Untergrund benutzen. Einem sehr wesentlichen alpinen Lebensraum, nämlich den Spalten, Rissen und Höhlungen zwischen Steinen und in Felsblöcken, wird in dieser Zusammenfassung nicht Rechnung getragen. Mit seinem vollständigen Ensemble an Anpassungsmerkmalen (silbergraue Färbung, Wolligkeit des Fells, besondere Länge der Vibrissen, flacher, spitzer Schädel, graziler, schlanker Körper, Haftpelotten an Händen und Füßen) kann *D. laniger* sicher als bestadaptiertes westpaläarktisches Säugetier dieser ökologischen Nische bezeichnet werden. Am nächsten kommt ihm wohl *Crocidura pergrisea,* die mit Ausnahme besonderer Pelottenstrukturen (die jedoch vielleicht nur der Beobachtung entgingen) alle aufgezählten Merkmale hochgradig entwickelt zeigt. Für die Felsspaltenspezialisten anderer Kleinsäugergruppen ist dagegen nur die eine oder andere Auswahl an adaptiven Merkmalen charakteristisch: graues, wolliges Fell, besonders lange Vibrissen haben *Apodemus mystacinus, Microtus (Chionomys) nivalis* und *gud* und *Dolomys bogdanovi* (über die Vibrissenlänge s. Kratochvíl 1956, 1966, 1968). Die Fledermaus *Tadarida teniotis,* die wie viele andere Molossidae in Felsfugen lebt, trägt statt der Vibrissae mystaciales lange Tasthaare an den Zehen. Während Felsenschläfer, Felsenspitzmaus *(Crocidura*

pergrisea) und die Bulldoggfledermaus abgeflachte Schädel zeigen, fehlt dieses Merkmal, wie auch die zierliche Körperstatur den beiden Schneemäusen, der Felsenmaus und der Bergmaus. Diese Besonderheiten der Körperproportionen werden vermutlich mit der Fugenbreite des von der Art jeweils bewohnten Hohlraumsystems in Beziehung stehen.

Den bisher genannten Felsbewohnern arider Klimagebiete steht ein petro- und hygrophiler Vertreter der Soricinae, die Alpenspitzmaus *(Sorex alpinus)* gegenüber. In den Merkmalen: Grazilität des Körper- und Schädelbaues, Länge der Vibrissen (Niethammer 1960) gleicht sie den südlichen Felselementen, in ihrer dunkelschiefergrauen Fellfärbung erweist sie sich jedoch als an ihre feuchten Lebensstätten bestens angepaßt.

Verbreitung

Die Lage der bisher bekannten Fundorte von *D. laniger* zeigt Abb. 3. Nach unserer vorläufigen Kenntnis ist die Verbreitung dieses Schläfers auf den West- und Mitteltaurus beschränkt. Zwar gibt es mehrere weitere *Dryomys*-Vorkommen in ausgesprochenen Karst- und Trockengebieten, doch scheint die Zugehörigkeit aller dieser Populationen zu *nitedula* gesichert zu sein. Die mittelasiatischen Baumschläfer, jetzt unter *D. n. angelus* zusammengefaßt, wurden erst kürzlich von Rossolimo (1971) revidiert. Weniger gut bekannt sind die Baumschläfer des Iran. Nach D. M. Lay (briefl.), der kleine helle Baumschläfer im Nordiran (ca. 3000 m) und Zard Kuh (westl. Isfahan) entdeckte, handelt es sich (nach einem Vergleich mit dem Typus von *D. laniger*) indes auch dabei um echte *nitedula.* Auch im Libanon (Lewis et al. 1967) und in Israel (Nevo und Amir 1961, 1964) leben nur eindeutige Baumschläfer. Die bisher untersuchten Fossilfaunen dieses Gebietes (Tchernov 1968; Haas, zuletzt 1973) geben offenbar ebenfalls keine Hinweise auf das Vorkommen von *D. laniger.* Man wird folglich vorderhand unsere Art als echten Taurus-Endemiten betrachten dürfen.



Abb. 3. Verbreitung von *Dryomys laniger.*
1 = Ciglikara, Kohu Dag, Vil. Antalya;
2 = Inlice Yayla, 25 km S Hadim, Vil. Konya;
3 = Kaş Yayla, 40 km NE Demirtaş, Vil. Antalya;
4 = Bolkardag-Gebirge, S Madenköy, Vil. Nigde

Dies ist angesichts der weitaus größeren Verbreitungsgebiete anderer paläarktischer Schläfer, vor allem der Schwesternart *nitedula,* und der Tatsache, daß dies der einzige endemische Säuger dieses Gebietes wäre, eine unerwartete Feststellung. Andererseits besitzen *Glirulus japonicus* und *Myomimus personatus* ebenfalls ausgesprochen kleine Areale, die jedoch, wie man aus Fossilfunden weiß, Reliktcharakter besitzen. So ist der jetzt auf Japan beschränkte *Glirulus* aus dem europäischen Pliozän bekannt (Kowalski 1973). *Myomimus,* fossil aus Europa (Kowalski l. c.), Kleinasien (Corbet und Morris 1967) und Israel (Tchernov 1968; Haas 1973)

nachgewiesen, lebt rezent im Kopet Dag, in Bulgarien (über die Diskussion über deren Konspezifität siehe Haas 1973) und im anschließenden Türkisch-Thrakien (Kurtonur 1975) sowie in der W-Türkei (Mursaloglu 1973).

Evolution

Die paläarktischen Gliriden haben wegen ihres hohen stammesgeschichtlichen Alters (seit dem Eozän belegt), ihrer heutigen Artenarmut und ihrer ökologischen Einnischung (Anpassungsreihen von terrestrisch bis arboreal) immer wieder zu Spekulationen über ihre Evolution herausgefordert. Allerdings scheinen grundlegende Aspekte dieses interessanten Problemkreises noch nicht endgültig gelöst. So gibt es offenbar verschiedene Auffassungen darüber, ob *Dryomys* aus dem frühen Tertiär Europas bekannt ist (Dehm 1950) oder nicht (Kowalski 1963). Den Gattungen *Dryomys* und *Eliomys* wird von vielen Autoren nähere Verwandtschaft zugebilligt (Korvenkontio 1934; Dehm 1950; Kratochvíl 1973), und die zuletzt publizierte Meinung ist, daß sich dieses Gattungspaar aus gemeinsamem Stamm in den mediterranen *Eliomys* einerseits und in den osteuropäisch-asiatischen *Dryomys* andererseits entwickelt hat. Relativ einhellige Meinung herrscht auch darüber, daß *Dryomys* zu den konservativeren Formen innerhalb der Gliridae gehört (z. B. Stehlin 1934). Daß *Dryomys* ähnlich wie *Eliomys* eine gewisse Affinität zu terrestrischen, vor allem felsigen Lebensräumen zeigt, wird ebenfalls von vielen Autoren hervorgehoben.

Der Fund einer hochgradig spezialisierten zweiten Art der die längste Zeit für monotypisch gehaltenen Gattung *Dryomys,* die ein kleines, teilweise sympatrisches Verbreitungsgebiet im Areal der weitverbreiteten Art innehat, verlockt natürlich zur Bildung einer Theorie über das stammesgeschichtliche Alter und Entstehungsgebiet. Es ist anzunehmen, daß sich *D. laniger* keineswegs erst im rezenten taurischen Karst entwickelt hat. Die Orogenese der Tauriden erfolgte erst im Pliozän, zu einer Zeit also, als die Spezialisation der paläarktischen Gliriden bereits ihren Höhepunkt überschritten hatte. Viel wahrscheinlicher ist, daß sich *D. laniger* bereits im frühen Tertiär in verkarstenden Kreide- und Eozänkalken (deren Verbreitung im Taurus s. Frech 1916) aus dem *Dryomys*-Stamm entwickelt hat. Am Beginn des Oligozäns war der SW-Teil Kleinasiens eine Insel in der Thetys (Termier und Termier 1960), was diese Artbildung begünstigt haben mag. Das Klima war tropisch bis subtropisch, doch ist nach Zohary (1973) gut vorstellbar, daß es oberhalb der tropischen Klimazone eine gemäßigte mediterrane Höhenstufe gab. Hier könnten Verkarstungsprozesse stattgefunden haben, und hier hätte die Ausgangsform von *D. laniger* strukturell ähnliche Biotope wie diese Art heute bewohnt, finden können.

Für sicher halte ich, daß die beiden *Dryomys*-Arten erst sekundär im Taurus zusammentrafen. *D. nitedula* hält heute alle vegetationsreichen Baumschläferbiotope Anatoliens besetzt und kann nur in extremen Karstlandschaften wie z. B. Inlice Yayla S Hadim mit dem hochspezialisierten *D. laniger* nicht konkurrieren. Nur in sehr vielgestaltigen Landschaften, wie z. B. im westlichen Beygebirge (Ciglikara) kommen die beiden Arten, ökologisch deutlich getrennt, sympatrisch nebeneinander vor. Hier zeigen sie, wie viele Zwillingsarten in Zonen sekundärer Sympatrie, auch deutlich divergente Merkmalsausprägung („character displacement") (Details s. Spitzenberger 1973).

Ökologie

Biotop

Eine kurze ökologische Charakterisierung der 4 bisher bekannten Fundorte vermittelt einen Eindruck des von *D. laniger* besiedelten Lebensraumes.

1. *Ciglikara im Kohu Dag (Westtaurus)*

Ciglikara ist ein zwischen 1700—1800 m hoch gelegenes stark verkarstetes Forstschutzgebiet an der oberen Baumgrenze eines vornehmlich aus Zedern *(Cedrus libani)*, Baumwacholder *(Juniperus foetidissima)*, Ahorn *(Acer hyrcanum)*, Zitterpappel *(Populus tremula)*, dem Weißdorn *Crataegus orientalis* und der Berberitze *Berberis crataegina* bestehenden Waldes. *D. laniger* lebt hier in den Spaltensystemen der Dolinenwände und Geröllhalden (vgl. Felten et al. 1971a); das Typusexemplar fing sich in 2000 m Höhe am steinigen, strauch- und baumlosen Hang des Kohu Dag. Der Baumschläfer *(D. nitedula)* wurde im selben Gebiet an Waldlichtungen und an vegetationsreichen Dolinenrändern gefangen.

2. *Kaş Yayla, 40 km NE Demirtaş (Mittlerer Taurus)*

Die etwa 1700 m hoch gelegene Kaş Yayla umfaßt die obere Grenze eines lichten Nadelwaldbestandes aus Schwarzföhre *(Pinus nigra)*, Kilikischer Tanne *(Abies cilicica)*, Zeder *(Cedrus libani)*, Baumwacholder *(Juniperus foetidissima)* auf Kalk mit Berberitze im Unterwuchs. Riesige Kalkblöcke liegen verstreut am Boden.

3. *Inlice Yayla, 25 km S Hadim (Mittlerer Taurus)*

Das Gebiet der Inlice Yayla (1800 m) kann wohl als Paradebeispiel einer ausgedehnten taurischen Karstlandschaft bezeichnet werden. Obwohl noch unter der klimatischen Waldgrenze gelegen, stellt es sich als eine völlig baumlose, stark überweidete Hügellandschaft dar. Infolge der extremen Verkarstung haben sich bereits tiefe Böden gebildet, die das Gestein umhüllen. Felsbänder finden sich hauptsächlich auf den Hügelkronen. Von hier fallen Blöcke verschiedener Größe und türmen sich am Hang zu spalten- und klüftereichen Blocksystemen (Abb. 4). Dazwischen wachsen *Astragalus*polster, *Berberis*-Büsche und kleine Sträucher des Seidelbastes *Daphne oleoides*.



Abb. 4. Typischer Lebensraum von *Dryomys laniger* (Inlice Yayla, Vil. Konya)

4. Bolkardagsystem S Madenköy

Die beiden *laniger*-Fangplätze (1620 und 2000 m) bei Madenköy liegen im Gegensatz zu den vorher besprochenen an der N-Abdachung des Taurus, also in dem dem zentralen Hochland zugewendeten Teil. Das Großklima ist hier wesentlich kühler und niederschlagsreicher als an den vorher besprochenen Fundorten. Ein Fangplatz liegt in Kalkblöcken an einem Bachufer mit zahlreichen Berberitzensträuchern, der andere oberhalb jeglicher Baum- und Strauchvegetation in kahler Karstlandschaft.

Diesen zwischen 1620 und 2000 m hoch gelegenen Fundorten ist kalkiges, mehr oder minder verkarstetes Gestein und das Fehlen einer geschlossenen Vegetationsdecke gemeinsam. Die Fangplätze unserer 27 Individuen befanden sich mit 3 Ausnahmen (in einem *Berberis*-Strauch; auf einer blanken, schwach geneigten Felsplatte; in einer senkrechten Wand einer Halbhöhle, wo das Exemplar durch einen Schuß erlegt wurde) entweder in Blockverstürzen (Geröllhalden, Dolinenwände, am Fuß von Hängen) oder unter großen freistehenden Blöcken. Die besten Fangaussichten boten zu Nischen geschichtete Platten und Blöcke, wie sie Abb. 5a und b zeigen. Im Inneren derartiger plattengedeckter Halbhöhlen bilden ineinander verkeilte Felstrümmer Etagen, von denen eine Zugang zum noch weiter innen gelegenen Hohlraumsystem, wo aller Wahrscheinlichkeit nach das Nest liegt, bietet. Vielfach begangene Wechsel zeichneten sich in der feinen Sandschicht, die auf der ins Innere führenden Platte lag, deutlich ab. Derartige Wechsel beschreiben auch KAHMANN und LAU (1972) vom Gartenschläfer von Formentera, der ebenfalls in Blockwerk, Mauern und dergl. lebt.

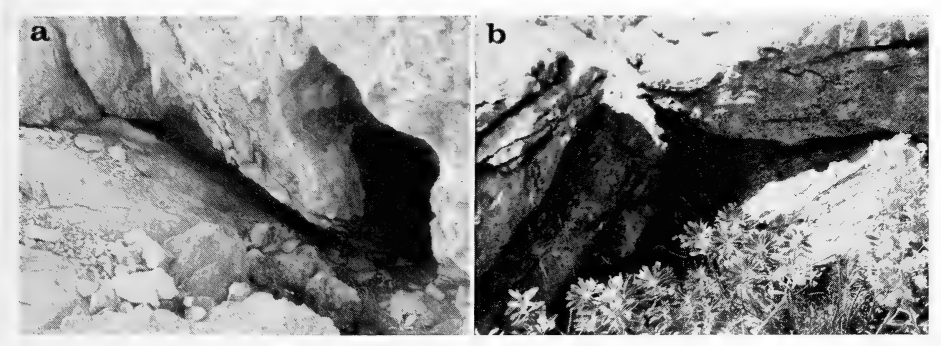


Abb. 5. Eingangsbereiche von *D. laniger* bewohnten Blocksystemen (Inlice Yayla, Vic. Konya)

Dichte und Dominanz

Von 3 Fundorten lassen sich Angaben zur Dichte (Prozentanteil der besetzten Fallen) und Dominanz (Prozentanteil an der Gesamtzahl der erbeuteten Kleinsäuger) (vgl. SPITZENBERGER und STEINER 1967) von *Dryomys laniger* machen:

Ort	FE	KS	davon *D. laniger*	Dichte %	Dominanz %
Kaş Yayla	100	10	2	2,0	20,0
Inlice Yayla 1971	300	11	6	2,0	54,5
1973	420	16	1	0,42	6,25
Bolkardag 1620 m	200	10	3	1,5	33,3
2000 m	150	12	4	2,67	33,3

FE = Falleneinheit; KS = Kleinsäuger

Die Dichte ist mit 0,42 bis 2,7 % nicht sehr hoch, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß wir an den Stellen, an denen wir nach Spuren auf tatsächliches Vorhandensein des Schläfers schlossen, viele Fallen auf kleinen Platz stellten, um des Bewohners der Nische sicher habhaft zu werden. Daß die angegebenen Werte dennoch eine gewisse Aussagekraft haben, zeigt ein Vergleich der Zahlen für die Inlice Yayla für 1971 und 1973. Obwohl wir z. T. an dieselben Plätze stellten, fingen wir 1973 in 420 Fallen nur einen Felsenschläfer. Dies zeigt, daß auch *D. laniger*-Populationen Häufigkeitsschwankungen durchmachen, wie sie für den verwandten Baumschläfer (Angermann 1963) und andere Gliriden schon erwiesen wurden.

Mit Ausnahme des „Katastrophenjahres" 1973 betrug die Dominanz des Felsenschläfers gegenüber den anderen Kleinsäugern seines Biotops 20 bis über 50 %. Diese hohen Werte sind aus der extremen Anpassung von *D. laniger* an seinen kargen Biotop leicht verständlich.

Nahrung

Von 22 untersuchten Mägen waren 3 leer bzw. undefinierbaren Inhalts. Alle anderen enthielten tierische Reste. In allen 6 Mägen von der Inlice Yayla fanden sich zusätzlich die an ihrer leuchtend roten Färbung leicht erkennbaren Reste der Beeren von *Daphne oleoides,* alle übrigen ergaben keine pflanzlichen Stoffe. Hinweise auf den Verzehr von Wirbeltieren fehlten. Nah verwandte Schläferarten (Baum- und Gartenschläfer) fressen recht häufig kleine Wirbeltiere, vor allem bemächtigen sie sich nestjunger Vögel oder schlafender Reptilien (Angermann 1963; Kahmann und Lau 1972). Der Felsenschläfer hätte zwar Gelegenheit, nestjunge Steinschmätzer oder Hausrotschwänze zu erbeuten, doch ist — angesichts der Zartheit seines Gebisses — fraglich, ob er solche Beutiere bewältigen könnte.

Die identifizierten tierischen Futterobjekte verteilen sich auf folgende Gruppen (A. Kaltenbach det.):

	Anzahl der beobachteten Fälle
Arthropoda indet.	1
Arachnida: Araneae	1 (?)
Opiliones	1 (?)
Myriopoda: Chilopoda	1
Insecta indet. Imago	1
Larve	1
Orthopteroidea: Ensifera indet.	3
Gryllacridoidea	3
Hymenoptera: Formicidae	1
Coleoptera	7 (davon 1 Tenebrionidae?)
Diptera indet.	2
Schizophora	1

Unser allerdings recht geringes Material läßt den Schluß zu, daß *D. laniger* in erster Linie von Arthropoden lebt, bei reichlichem Angebot einer offenbar beliebten Frucht jedoch auch zusätzlich pflanzliche Nahrung aufnimmt. *D. nitedula* verzehrt im gleichen Zeitraum zwar auch hauptsächlich tierische Nahrung (Halisová 1968), nimmt jedoch in größerem Maß als *D. laniger* zusätzlich Blätter und Früchte auf (Holisová l. c.; Angermann 1963). Daß *D. laniger* vorwiegend animalisches Futter frißt, läßt sich leicht aus seinem felsigen, weitgehend vegetationslosen Biotop erklären.

Fortpflanzung

Ein am 14. 6. gefangenes ♀ trug drei 14,7 × 9,1 mm große Embryonen, ein am 20. 6. gefangenes säugte schon, zeigte aber noch ganz frische Uterusnarben. Schon in der Zeit vom 8. 7. bis 10. 7. sind die Uterusnarben meist so undeutlich, daß man sie nicht mehr zählen kann, die Mammae sind in dieser Zeit jedoch wohl entwickelt. Von 7 Ende Juli bis Mitte August gefangenen Weibchen zeigte nur mehr eines entwickeltes Milchdrüsengewebe (27. 7.), alle anderen säugten offenbar nicht mehr, und ihr Uterus war in der Regel etwas erweitert und durchblutet. Narben ließen sich höchstens noch ahnen. In keinem Fall zeigten sich Anzeichen einer zweiten Trächtigkeit. Ein am 9. 7. gefangenes, frühzeitig haarwechselndes Weibchen ließ weder Uterusnarben noch Mammae erkennen. Vermutlich war es nicht sexuell aktiv gewesen. Nicht an der Fortpflanzung teilnehmende Weibchen kommen nach ANGERMANN (1963) gelegentlich auch bei *D. nitedula* vor.

Das erste selbständige Jungtier (Milchprämolar noch vorhanden, Prämolar im Durchbruch, 13,9 g) fing sich am 1. 8., aber noch am 12. 8. ging ein Jungtier in die Falle, das erst 9,4 g wog (M_3^3 schon durchgebrochen). Ein am 15. 8. gefundenes Junges hatte hingegen schon das Gewicht von 18 g erreicht. Nach diesen Daten kann man vorsichtig auf eine Wurfzeit ab dem 20. 6. und eine Laktationszeit etwa bis zum 20. 7. bis 1. 8. schließen. Sicher scheint zu sein, daß nur ein Wurf pro Jahr geboren wird.

Ähnlich wie beim Baumschläfer (ANGERMANN 1963) und Gartenschläfer (KAHMANN und STAUDENMAYER 1970) nimmt die Hodengröße im Lauf der Fortpflanzungsperiode ab. Die in der Zeit vom 17. bis 20. 6. gefangenen ♂♂ hatten Hoden in der Größe von 12,0 × 5,2 mm bis 11,1 × 5,5 mm. Um den 15. 8. zeigten diese Testes deutliche Resorptionserscheinungen und waren zwischen 6,4 und 6,6 mm lang.

Hinsichtlich der Wurfgröße sind nur 5 Fälle auswertbar.

Nr.	Datum	Embryonen oder Narben links	rechts	insgesamt
SMF 33830	9. 6. 1966	3 E	2 E	5 E
SZE 69/432	14. 6. 1969	2 E	1 E	3 E
69/478	20. 6. 1969	1 N	3 N	4 N
69/475	20. 6. 1969	1 N	3 N	4 N
69/535	8. 7. 1969	2 N	2 N	4 N

Diese Zahlen stimmen gut mit den Beobachtungen am Baumschläfer überein, der nach ANGERMANN (1963) ebenfalls durchschnittlich 4 Junge zur Welt bringt. Fälle von Embryonenresorption wurden nicht beobachtet. *Dryomys laniger* besitzt 2 pectorale und 2 abdominale Zitzenpaare.

Haarwechsel

Ähnlich wie bei *Dryomys nitedula* (ANGERMANN 1963) zeigen adulte *D. laniger* eine Sommerhärung. Obwohl unser Material, das aus der Zeit vom 14. 6. bis 15. 8. stammt, nicht regelmäßig über diesen Zeitraum verteilt ist, aus 4 verschiedenen Jahren und von mehreren Fundorten stammt, läßt sich der zeitliche Ablauf dieses sommerlichen Haarwechsels rekonstruieren.

Wie beim Baumschläfer (ANGERMANN 1963) und beim Gartenschläfer (KAHMANN und TIEFENBACHER 1970) eilen die Männchen mit der Sommerhärung den Weibchen

Zeitraum	Fundort	ad. ♂♂	davon HP[1]	ad. ♀♀	davon HP
14. —21. 6.	Ciglikara	5	1	3	—
8. —10. 7.	Ciglikara	—	—	3	—
27. 7.— 1. 8.	Kaş u. Inlice Yayla	2	2	4	4
12. —15. 8	Bolkardag	3	1	3	3

[1] HP = Haarwechselpigment

voran. Das erste Männchen im Haarwechsel fing sich am 21. 6., das erste Weibchen erst am 9. 7. — Bezeichnenderweise handelte es sich bei diesem Weibchen um ein Tier, das keine Spuren geschlechtlicher Aktivität aufwies (Abb. 6a). Laktierende Weibchen aus der Zeit vom 14. 6. bis 10. 7. mauserten in keinem Fall. Ende Juli waren alle gefangenen Tiere im Haarwechsel, in der Zeit vom 12. bis 15. 8. zeigte nurmehr 1 ♂, aber alle erbeuteten ♀♀ Haarwechselpigment. Bei der Verteilung des Haarwechselpigments lassen sich zwei Typen unterscheiden: unregelmäßige, kleine („Kritzel"-) oder größere Flecken (alle ♂♂ z. B. Abb. 6c und 3 von 8 ♀♀) oder symmetrische Muster, die einen Großteil der Hautfläche umfassen (die restlichen ♀♀). Es ist möglich, daß es sich bei diesen symmetrischen Mustern um Spontanhaarungen (Abb. 6b), wie sie bei weiblichen Gartenschläfern nach Absetzen des Wurfes häufig vorkommen (Kahmann und Tiefenbacher 1970), handelt.

Von den 3 Jungtieren unseres Materials zeigt nur das älteste (♀, 18,0 g, 15. 8. 1971) Haarwechselpigment (Abb. 6d). Es wechselt offenbar vom Nestlings- ins erste Alterskleid.

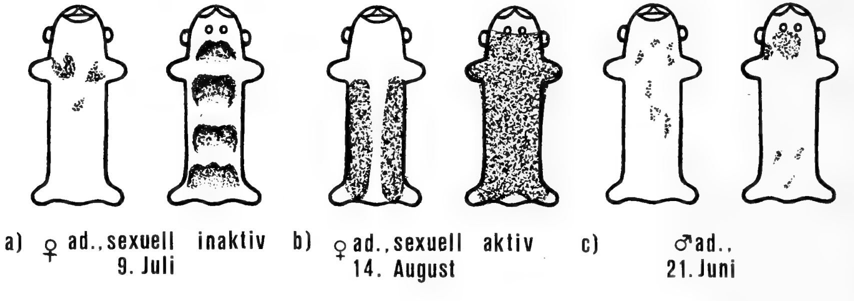


Abb. 6. Haarwechselstadien von *D. laniger*. a = Früheinsetzende Sommerhärung bei einem sexuell inaktiven ♀; b = Symmetrisch verlaufende Spontanhärung nach Absäugen des Wurfes; c = „Kritzel"muster der Sommerhärtung; d = Jugendhaarwechsel

Verhalten

Bewegung

Wie eine Zufallsbeobachtung am 31. Juli 1970 im Bolkardagsystem S von Madenköy in 2000 m Höhe zeigte, führt *D. laniger* nicht ein völlig unterirdisches Leben, sondern bewegt sich zur Nahrungssuche und vermutlich auch anderen Tätigkeiten auch ober Tag. In der Felswüste, in der er lebt, muß er dies naturgemäß kletternd tun. Die eben zitierte Beobachtung erlaubte einen Einblick in die geradezu unwahrscheinliche Kletterfähigkeit dieser Art (Spitzenberger 1974), die sogar ein „Laufen" mit nach unten gekehrtem Rücken über Höhlendecken ermöglicht. *D. laniger* drückt sich dabei flach an den Felsen (offenbar um die Reibung zu vergrößern) und bewegte sich flink und gewandt mit geckohaften Bewegungen. Er verweilte — offenbar futter-

suchend — an kleinen Felshöhlungen und auf Felsbändern, die gemütliches Sitzen ermöglichten.

Aktivitätszeit

Unsere eben zitierte Beobachtung fiel in die Abenddämmerung, und zwar in jene Phase, in der das menschliche Auge gerade keine Farben mehr unterscheiden konnte.

Sozialverhalten

Zweimal gaben unsere Fallenfänge einen Hinweis darauf, daß *D. laniger* seine Schlupfwinkel nicht als Einzelgänger bewohnt. Am 20. 6. fingen wir in einer der oben beschriebenen plattengedeckten Nischen das brünstige ♂ 69/476 und das säugende ♀ 69/475 in direkt benachbarten Fallen. Mag es sich bei diesem Fang um ein Zufallsergebnis gehandelt haben (♂ auf Partnersuche wandernd), so erlaubt der Fang am 12. 8., bei dem ein ♀ mit Uterusnarben und ein Jungtier in ganz benachbarten Fallen am Ausgang einer *laniger*-Nische erbeutet wurden, sicherlich die Interpretation, daß es sich dabei um eine Mutter mit ihrem Jungen gehandelt hat. Das Jungtier (Milchprämolar und 3. Molar durchgebrochen) machte einen durchaus ausgewachsenen Eindruck, wog jedoch erst 9,4 g. In diesem Zahnwechselstadium wandern junge Gartenschläfer bereits frei umher (KAHMANN und THOMS 1974), und ich möchte annehmen, daß auch der betreffende kleine Felsenschläfer bereits selbständig war, allerdings noch in Wohngemeinschaft mit seiner Mutter lebte. In diesem Fall ist das geringe Gewicht auffällig (der kleinste selbständige Baumschläfer ANGERMANNS wog 13,4 g).

Pathologie

Am Rande sei vermerkt, daß ein Teil der *laniger*-Population Ciglikaras an den Backenzähnen des Ober- und Unterkiefers recht auffällige, offenbar pathologische Veränderungen aufweist. Prof. Dr. K. KERESZTESI, Leiter der Zahnklinik der Universität Wien, hält für wahrscheinlich, daß es sich bei den dunkel verfärbten lochartigen Vertiefungen im Zahnschmelz um Karies handelt. Karies wurde von relativ vielen freilebenden Säugetierarten bekannt (MOODIE 1923; PHILLIPS 1971). Vom Gartenschläfer berichten KAHMANN und LAU (1972), daß bei schlechter Kost im Terrarium ein paradentoseartiger Abbau der Zahnalveolen eintreten kann.

Besonders interessant ist, daß die genannte Erscheinung offenbar nur die Ciglikara-Population erfaßt. Obwohl die Magenanalysen keinen Hinweis für die Richtigkeit meiner Annahme geliefert haben, ist dieser Umstand vielleicht mit Ernährungsbesonderheiten dieser Population (z. B. stark zuckerhaltige Früchte) in Zusammenhang zu bringen.

Danksagungen

Ich danke an dieser Stelle meinen Reisebegleitern ABIDIN BUDAK, Izmir (1969), K. SPITZENBERGER und E. WEISS (1969, 1970, 1971, 1973) für ihre unschätzbare Hilfe bei der Feldarbeit. Herr K. FITZ, der 1969 gemeinsam mit seiner Frau als Botaniker unsere Exkursionen begleitete, bestimmte die pflanzlichen, Dr. A. KALTENBACH die tierischen Nahrungsreste aus den konservierten Mägen. Frau Dr. G. WITTMANN stellte die Abb. 3 und 6 her und Dr. K. BAUER (alle Wien) las das Manuskript und lieferte zahlreiche Anregungen. Auch ihnen sei herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Angaben zur Form, Verbreitung, Evolution, Ökologie, Bionomie, Verhalten und Pathologie des erst 1966 in der S-Türkei entdeckten Felsenschläfers *Dryomys laniger* werden vor-

gelegt. *D. laniger* ist in den folgenden Merkmalen in vollkommener Weise an seinen felsigen, karstigen Lebensraum angepaßt: silbergraues, weiches Fell mit hohem Wollhaaranteil, lange Vibrissae mystaciales, zierlicher Körper, flacher, in den Außenmaßen schmaler Schädel, Haftpelotten an Händen und Füßen. Diese hochgradigen Spezialisationsmerkmale, die ihn sehr deutlich vom Baumschläfer *D. nitedula* unterscheiden, lassen ein hohes Alter der Art (frühes Tertiär) vermuten. *D. laniger* ist nach bisheriger Kenntnis auf die extremen Karstlandschaften (zwischen 1620 und 2000 m) des westlichen und mittleren Taurus beschränkt. Bisher wurde er nur an einer einzigen Stelle in sympatrischem Vorkommen mit *D. nitedula* gefunden. Hier heben sich die beiden Arten durch divergente Merkmalsausprägung (Größe) besonders deutlich voneinander ab. *D. laniger* frißt in erster Linie Arthropoden, von Angehörigen einer Population wurden auch die Beeren von *Daphne oleoides* verzehrt. Mit nur einem Wurf pro Jahr, einer mittleren Wurfzahl von 4, Abnahme der Hodengröße im Lauf der Fortpflanzungssaison, einer Sommerhärung bei Erwachsenen, bei der die ♂♂ den ♀♀ vorauseilen, ähnelt *D. laniger* stark dem Baumschläfer. *D. laniger* ist ein ausgezeichneter Kletterer, der mit Hilfe seiner haftscheibenartigen Pelotten auch mit nach unten gekehrtem Rücken über horizontale glatte Flächen laufen kann. Eine Population ist (aller Wahrscheinlichkeit nach) von Zahnkaries befallen.

Summary

Contributions to the knowledge of Dryomys laniger Felten et Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia)

Data about form, distribution, evolution, ecology, bionomy, behaviour, and pathology of *Dryomys laniger* (rock-dormouse) which was discovered in southern Turkey in 1966 only, are presented.

D. laniger is perfectly adapted to its rocky karst-environment by the following characters: silver-grey soft fur with a high percentage of underhairs, long vibrissae mystaciales, slender body, flat, in its outer measurements narrow skull, pads in shape of suction cups on hands and feet. These extremely specialized features, distinguishing it clearly from the forest-dormouse *(D. nitedula)* indicate an old age of the species (early tertiary). *D. laniger* is — according to present knowledge — restricted to the extreme karst regions (between 1620 and 2000 m) of the western and central Taurus. Up to now it was found living sympatrically with *D. nitedula* in one place only. There, both species differ distinctly by character displacement in size. *D. laniger* feeds primarily on arthropods, though the berries of *Daphne oleoides* were consumend by the members of one population too. With only one litter per year, a medium littersize of four, the decrease in size of the testicles during the cycle of reproduction, and a summermoult in adults (males moulting earlier than females) *D. laniger* resembles considerably *D. nitedula. D. laniger* is an excellent climber which, with its pads on hands and feet serving as suction cups, is also able to run turned upside-down across horizontal smooth surfaces. One population seems to be infected by dental caries.

Literatur

Angermann, R. (1963): Zur Ökologie und Biologie des Baumschläfers, *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in der Waldsteppenzone. Acta ther. **7**, 333—367.

Corbet, G. B.; Morris, P. A. (1967): A collection of recent and subfossil mammals from southern Turkey (Asia Minor) including the dormouse *Myomimus personatus*. J. nat. Hist. **4**, 561—569.

Frech, F. (1916): Geologie Kleinasiens im Bereich der Bagdadbahn. Z. Deutsch. Geol. Ges. **68**, 1—322.

Haas, G. (1973): The Pleistocene Glirids of Israel. Verh. naturf. Ges. Basel **83**, 76—110.

Dehm, R. (1950): Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. N. Jb. Min., Geol. Pal. Abt. B Geol.-Pal. **91**, 321—428.

Felten, H.; Storch, G. (1968): Eine neue Schläfer-Art, *Dryomys laniger* n. sp. aus Kleinasien. Senck. Biol. **49**, 429—435.

Felten, H.; Spitzenberger, F.; Storch, G. (1971a): Zur Kleinsäugerfauna des Bey-Gebirges, SW-Anatolien. Natur und Museum **101**, 21—25.

— — — (1971b): Zum Mittelmeerprogramm der Säugetier-Sektionen. Natur und Museum **101**, 408.

Haltenorth, Th. (1975): Gebirgssäugetiere. Eine Übersicht. Säugetierkdl. Mitt. **23**, 112—137.

Hoffmann, R. (1974): Terrestrial vertebrates. 475—568. In Ives, J. D.; Barry, R. G. (eds.): Arctic and Alpine Environments. London: Methuen.

Holišová, V. (1968): Notes on the Food of Dormice (Gliridae). Zool. listy **17**, 109—114.

Kahmann, H.; Staudenmayer, Th. (1969): Biometrische Untersuchungen an zwei Populationen des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde **34,** 98—109.

— — (1970): Über das Fortpflanzungsgeschehen bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766). Säugetierkdl. Mitt. **18,** 97—114.

Kahmann, H.; Tiefenbacher, L. (1970): Über Haarwechsel und Haarkleid des Gartenschläfers *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766. Z. Säugetierkunde **35,** 89—103.

Kahmann, H.; Lau, G. (1972): Der Gartenschläfer *Eliomys quercinus ophiusae* Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera (Lebensführung). Veröff. Zool. Staatssammlung München **16,** 29—49.

Kahmann, H.; Thoms, G. (1974): Über den Gartenschläfer, *Eliomys quercinus* (Linné, 1766), auf der Insel Mallorca, Balearen. Säugetierkundl. Mitt. **22,** 122—130.

Kowalski, K. (1963): The Pliocene and Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Poland. Acta zool. Cracoviensia **8,** 533—567.

Korvenkontio, V. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven. Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. **2,** 96—280.

Kratochvíl, J. (1956): Tatra Schneemaus *Microtus (Chionomys) nivalis mirhanreini* (Schäfer, 1935). Práce **28,** 1—39.

— (1966): Vibrissenfeld der Art *Dolomys bogdanovi* (V. et E. Martino, 1922). Zool. listy **15,** 373—380.

— (1968): Vibrissenfeld der europäischen Arten der Gattung *Apodemus* Kaup, 1829. Zool. listy **17,** 193—209.

— (1973): Männliche Sexualorgane und System der Gliridae (Rodentia). Práce **7,** 1—52.

Kurtonur, C. (1975): New Records of Thracian Mammals. Säugetierkdl. Mitt. **23,** 14—16.

Lewis, E.; Lewis, J.; Atallah, S. (1967): A review of Lebanese Mammals. Lagomorpha and Rodentia. J. Zool. London **153,** 45—70.

Moodie, R. L. (1923): Paleopathology. Urbana: Univ. of Illinois Press.

Mursaloglu, B. (1973): New Records for Turkish Rodents (Mammalia). Comm. Fac. Sci. Univ. Ser. C: Sci. nat. **17**c, 213—219.

Nevo, E.; Amir, E. (1961): Biological observations on the Forest Dormouse *Dryomys nitedula* Pallas, in Israel (Rodentia Muscardinidae) Bull. Res. Council Israel, Section B: Zoology **9**B, No. 4.

Nevo, E.; Amir, E. (1964): Geographic Variation in Reproduction and Hibernation Patterns of the Forest Dormouse. J. Mamm. **45,** 69—87.

Niethammer, J. (1960): Über die Säugetiere der Niederen Tauern. Mitt. Zool. Mus. Berlin **36,** 408—443.

Phillips, C. J. (1971): The Dentition of Glossophagine Bats. Development, Morphological Characteristics, Variation, Pathology and Evolution. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. No. **54,** 1—139.

Rossolimo, O. L. (1971): Variability and Taxonomy of *Dryomys nitedula* Pallas. Zool. Zhurnal **50,** 247—258 (russ. m. engl. Zusf.).

Spitzenberger, F.; Steiner, H. (1967): Die Ökologie der Insectivora und Rodentia (Mammalia) der Stockerauer Donau-Auen (Niederösterreich). Bonner Zool. Beitr. **18,** 258—296.

Spitzenberger, F. (1968): Zur Verbreitung und Systematik türkischer Soricinae (Insectivora, Mammalia). Ann. Naturhistor. Mus. Wien **72,** 273—289.

— (1971): Eine neue, tiergeographisch bemerkenswerte *Crocidura* (Insectivora, Mammalia) aus der Türkei. Ann. Naturhistor. Mus. Wien **75,** 539—552.

— (1973): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil II. Senckenbergiana biol. **54,** 227—290.

Spitzenberger, F.; Eberl-Rothe, G. (1974): Der Sohlenhaftmechanismus von *Dryomys laniger.* Ann. Naturhistor. Mus. Wien. **78,** 485—494.

Stehlin, H. (1934): Über das Milchgebiß der europäischen Schlafmäuse. Verh. Naturf. Ges. Basel **45,** 98—108.

Tchernov, E. (1968): Succession of Rodent Faunas during the Upper Pleistocene of Israel. Mammalia depicta 3 (Beih. Z. Säugetierkunde).

Termier, H.; Termier, G. (1960): Atlas de Paléogéographie. Paris: Masson & Cie.

Thenius, E. (1969): Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). Handbuch der Zoologie **8,** 47. Lief., 2 (1) 1—722.

— (1972): Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena: VEB G. Fischer.

Zohary, M. (1973): Geobotanical Foundations of the Middle East. Stuttgart: G. Fischer.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Friederike Spitzenberger, Naturhistorisches Museum Wien, Postfach 417, A-1014 Wien

Zur Herkunft der Wasserschweine (Hydrochoeridae, Rodentia, Mammalia)

Von E. THENIUS

Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Wien

Eingang des Ms. 7. 10. 1975

In einer kurzen Notiz beschreibt J.-L. HARTENBERGER einen etwas beschädigten Backenzahn aus dem Deseadense von Salla Luribay (Bolivien) als *Villarroelomys bolivianus*. Der Zahn wird auf einen primitiven, brachyodonten Hydrochoeriden bezogen und als M_3 gedeutet.

Der Nachweis eines Hydrochoeriden in Ablagerungen, die als älteres Oligozän eingestuft werden, ist zweifellos eine Sensation, wenn man berücksichtigt, daß die bisher erdgeschichtlich ältesten Reste von Hydrochoeriden aus dem Pliozän (z. B. *Cardiatherium:* Mesopotamiense; *Protohydrochoerus:* Tunuyaniense) Südamerikas bekannt geworden sind (KRAGLIEVICH und PARODI 1940).

Der Nachweis eines Hydrochoeriden im älteren Oligozän würde bedeuten, daß der Ursprung dieser Nagergruppe wesentlich früher erfolgt ist, als bisher angenommen wurde, ganz abgesehen von der Frage, ob *Hydrochoerus* und verwandte Gattungen überhaupt als Vertreter einer eigenen Familie oder als Angehörige der Caviiden nur als Unterfamilie (s. ELLERMAN 1940) einzustufen sind.

HARTENBERGER (1975) sieht jedenfalls aufgrund obiger Annahme, *Villarroelomys* sei ein Angehöriger der Hydrochoeriden, in dieser Familie eine geologisch alte Gruppe innerhalb der südamerikanischen Nagetiere (Caviomorpha) und schlägt daher auch die taxonomische Abtrennung als eigene Überfamilie (Hydrochoeroidea) vor. Diese neue Überfamilie wäre somit den Erethizontoidea, Octodontoidea, Chinchilloidea und Cavioidea gleichwertig gegenüberzustellen. Ferner wäre dadurch eine frühe Aufspaltung der Caviomorpha und die Entstehung primitiver Hydrochoeriden in voroligozäner Zeit (Prä-Deseadense) gesichert.

Da diese Fragen nicht nur für den Taxonomen und Phylogenetiker wesentlich sind, sondern ihnen auch tiergeographische Bedeutung zukommt, erscheint diese Notiz gerechtfertigt.

Der Holotypus von *Villarroelomys bolivianus* ist ein bewurzelter Unterkieferzahn mit brachyodonter Krone. Vorder- und Hinterrand des Zahnes sind etwas beschädigt, doch lassen sich vier Synklinalen erkennen, die auf einen zumindest vierjochigen Zahn schließen lassen, zu dem noch ein mesiales Höckerpaar kommt. HARTENBERGER spricht von einem pentalophodonten Zahn und deutet ihn — wie schon erwähnt — als M_3 dext.

Angesichts der Bedeutung, die diesem Zahn in mehrfacher Hinsicht zukommt, erscheint eine morphologische Analyse notwendig. Da der Zahn mesial und distal beschädigt ist, kann über etwa vorhandene Pressionsmarken nichts ausgesagt werden. Bemerkenswert ist jedoch die Ausbildung und Stellung der Zahnwurzeln, die durch die Spreizung jenen von Milchzähnen entspricht. Dies und wohl auch die Dimensionen (Zahnlänge 6 mm) lassen auf einen Milchzahn schließen, der nach seiner Morphologie nur als D_4 zu bezeichnen ist.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 250—252

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA7

Mit dieser Erkenntnis ist zugleich auch die taxonomisch-phylogenetische Stellung des Zahnes einer Revision zu unterziehen. Bei den Hydrochoeriden kommt es vor allem zu einer Verlängerung des M^3, die mit einer Vermehrung der Zahnjoche verbunden ist. Der M^3 ist bei den Hydrochoeriden richtig polylophodont, während die Unterkieferbackenzähne den penta- bzw. hexalophodonten Zustand nicht überwinden. Der P_4 und die Molaren M_1 und M_2 sind auch beim rezenten *Hydrochoerus hydrochoerus* fünfjochig und — wie die Milchzähne — hypsodont.

Die wesentliche evolutive Änderung im Backengebiß der Hydrochoeriden liegt — abgesehen von der Vergrößerung des M^3 — gegenüber den Ausgangsformen vor allem in der Hypsodontie und der Zementeinlagerung. Pentalophodonte Zähne sind bereits aus dem Deseadense bekannt geworden. Es sind allerdings weder Molaren noch Prämolaren, sondern Milchzähne (D_4), die dadurch komplizierter gebaut sind als die Molaren mit nur vier Jochen. Derartige pentalophodonte Zähne hat bereits Loomis (1914) als D_4 beschrieben und richtig auf *Cephalomys arcidens* bezogen. *Cephalomys arcidens* Amegh. zählt zu den häufigsten Nagern des Deseadense von Argentinien.

Auch der von Hartenberger (1975) als *Villarroelomys bolivianus* beschriebene Zahn ist ein molarisierter D_4, der wohl gleichfalls auf *Cephalomys* oder eine verwandte Form bezogen werden kann. Der Zahn aus Salla Luribay ist allerdings primitiver als jener von *Cephalomys arcidens,* dessen Zahnkrone etwas höher ist. Interessant ist nun, daß Hartenberger (1975, 428) das Vorkommen einer neuen Art dieser Gattung (*Cephalomys* n. sp.) erwähnt, die etwas kleiner und primitiver als die argentinischen Arten *(C. arcidens, C. plexus)* ist.

Entsprechend der neuen Deutung handelt es sich um einen Milchzahn des linken Unterkiefers von *Cephalomys.* Damit ist zwar das Vorkommen eines primitiven Hydrochoeriden im Deseadense widerlegt, jedoch nichts über die Herkunft der Hydrochoeriden ausgesagt.

Die taxonomische Stellung von *Cephalomys* wird auch gegenwärtig noch diskutiert. Während Ameghino (1897), Simpson (1945), Landry (1957) und auch Schaub (1958) *Cephalomys* als Vertreter einer eigenen Familie (Cephalomyidae) klassifizieren, stellt Loomis (1914) diese Gattung zu den Chinchilliden und Wood (1955) zu den Capromyiden, während Wood und Patterson (1959) *Cephalomys* als Angehörige des Dasyproctidae betrachten. Damit ist zugleich aufgezeigt, daß die Stellung von *Cephalomys* im System nicht gesichert ist und auch die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen keineswegs einhellig erfolgt. Selbst die Stellung innerhalb der Überfamilien wechselt (Cavioidea, Chinchilloidea, Octodontoidea). Bemerkenswert ist, daß die Molarisierung der D_4^4 auch für die Phiomyiden des afrikanischen Oligozäns kennzeichnend ist. So zeigt etwa *Gaudeamus aegyptius* durch das pentalophodonte Kronenmuster des D_4 eine große Ähnlichkeit mit dem der südamerikanischen Cephalomyiden (Wood 1968). Die Herkunft und Abstammung der Caviomorphen soll in diesem Zusammenhang jedoch nicht diskutiert werden (vgl. dazu Reynolds und Weir 1974).

Jedenfalls sagt *Cephalomys* mit seinen gegensätzlichen Evolutionstendenzen zu *Hydrochoerus* nichts über die stammesgeschichtliche Herkunft der Hydrochoeriden aus.

Die bisherigen Fossilfunde von Hydrochoeriden sprechen für einen sehr späten phyletischen Eigenweg der Wasserschweine. Die ältesten Hydrochoeriden erscheinen mit caviidenähnlichen Formen im Mesopotamiense (= Alt-Pliozän = Late Miocene). Dies steht im Einklang mit morphologisch-anatomischen Befunden, wonach die Hydrochoeriden hochspezialisierte, semiaquatische Vertreter der Cavioidea bilden, die sich von miozänen Eocardiiden ableiten lassen (s. Landry 1957; Gorgas 1967).

Zusammenfassung

Villarroelomys bolivianus Hartenberger aus dem Deseadense (älteres Oligozän) von Bolivien ist kein altertümlicher Hydrochoeride, sondern beruht auf dem D4 eines primitiven Cephalomyiden. Damit ist die Abtrennung der Hydrochoeriden als eigene Überfamilie (Hydrochoeroidea) ebenso überflüssig, wie die Annahme einer bereits in voroligozäner Zeit erfolgten Abspaltung der Hydrochoeriden. Die Hydrochoeriden sind hochspezialisierte, semiaquatische Angehörige der Cavioidea und lassen sich von miozänen Eocardiiden ableiten.

Summary

On the origin of Capybara (Hydrochoeridae, Rodentia, Mammalia)

Villarroelomys bolivianus, described by Hartenberger (1975) from the Deseadense (Early Oligocene) of Bolivia is not an ancient member of the Hydrochoeridae, but it is based on a D4 of a cephalomyid. The separation of the capybaras as an own superfamily (Hydrochoeroidea) and the split off in a pre-Deseadan time is not therefore correct. The capybaras are very highly specialized, semiaquatic members of the Cavioidea and they can traced back to Miocene eocardiids.

Literatur

Ameghino, Fl. (1897): Mammifères crétacés de l'Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium. Bolet. Inst. Geogr. Argent., Buenos Aires, **18**, 406—521.

Ellerman, J. R. (1940): The families and genera of living rodents. **I**, 1—689. London: Brit. Mus.

Gorgas, M. (1967): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darmkanal der Sciuromorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha (Rodentia). Z. wiss. Zool., Leipzig, **175**, 237—404.

Hartenberger, J.-L. (1975): Nouvelles déconvertes de rongeurs dans le Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla Luribay (Bolivie). C. R. Acad. Sci., Paris, (D) **280**, 427—430.

Kraglievich, L.; Parodi, L. (1940): Morfologia normal y morfogenesis de los molares de los carpinchos y caracteres filigeneticas de este groupo de roedores. Obras Geol. Palaeont. Lucas Kraglievich, Buenos Aires, **3**, 439—484.

Landry, St. O. (1957): The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. Berkeley, **56**, 1—118.

Loomis, F. B. (1914): The Deseado formation of Patagonia. pp. 1—232. Amherst: Amherst Coll.

Rowlands, I. W.; Weir, B. J. (eds.) (1974): The Biology of Hystricomorph rodents. Symp. Zool. Soc. London, **34**, XX + 482. London: Acad. Press.

Schaub, S. (1958): Simplicidentata (= Rodentia). In: Piveteau, J. (ed.), Traité de Paléontologie. VI/2, 659—818. Paris.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., New York, **85**, 1—350.

Wood, A. E. (1955): A revised classification of the rodents. J. Mammal., Baltimore, **36**, 165—187.

Wood, A. E. (1968): The African Oligocene Rodentia. Bull. Peabody Mus. Natur. Hist., New Haven, **28**, 29—105.

Wood, A. E.; Patterson, B. (1959): The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonie and the beginnings of South American rodent evolution. Bull. Mus. Compar. Zool., Cambridge, 120, 279—428.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Thenius, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Universitätsstraße 7/II, A-1010 Wien

BUCHBESPRECHUNGEN

ANDEREGG, R. (Ed.): **Key-Word-Index of Wildlife Research.** Vol. II. Schweizerische Dokumentationsstelle für Wildforschung, Universität Zürich 1975. 291 S.

Der vorliegende Bd. II gibt einen Überblick über mehr als 3000 wildbiologische Publikationen der Jahre 1973/74 (Stichtag 21. 3. 75). In der Anordnung der Stichworte verfahren die Verfasser in der bereits durch Vol. I bewährten Weise. Allerdings wird durch eine neue Numerierung das Auffinden der Originalarbeiten anhand des Stichwortverzeichnisses erleichtert, ebenso die Bestellung von Kopien beim SWIS durch die jetzt beiliegenden Postkarten.

Neben dem Stichwortverzeichnis enthält der Band ein Autoren- und Titelverzeichnis mit Zeitschriftenangabe sowie eine Liste der verwendeten Stichworte mit Synonymen, eine Liste der Tierarten mit wissenschaftlichen und dreisprachigen Populärnamen, eine Liste der berücksichtigten Zeitschriften. Alles in allem ist der in deutsch und englisch vorliegende Band eine gute Hilfe, um sich schnell über neuere Publikationen in wildbiologischen Themen zu orientieren.

J. LANGE, Stuttgart

KUMMER, H.: **Sozialverhalten der Primaten.** Heidelberger Taschenbücher Bd. 162. Übersetzt v. K. DE SOUSA FERREIRA, Berlin–Heidelberg–New York: Springer Verlag 1975. X, 163 S., 34 Abb., 19,80 DM.

Die Zahl der Arbeiten und Bücher über Verhaltensstudien an Primaten wächst im angloamerikanischen Schrifttum in rascher Folge. Entsprechende Veröffentlichungen im deutschen Schrifttum sind leider immer noch spärlich. So ist es zu begrüßen, daß HANS KUMMER seine bewährte, erstmals 1971 erschienene kleine Zusammenfassung, „Primate Societies“ nunmehr auch in deutscher Übersetzung herausbringt. Das Buch ist klar und verständlich geschrieben, ohne populärwissenschaftlich zu sein. Es beruht in erster Linie auf den umfangreichen und soliden Feld- und Laboruntersuchungen des Verfassers an Pavianen, berücksichtigt aber auch die wichtigsten Arbeiten an anderen Primaten (Languren, *Cercopithecus, Theropithecus, Erythrocebus*, Makaken, *Hylobates, Gorilla, Pan).* Behandelt wird die Entwicklung der Sozialsysteme, Leben und Verhalten in der Gruppe, adaptive Funktion der Gruppe, Verhalten gegen Gruppen-Feinde, adaptive räumliche Anordnung, Anpassung durch Evolution und durch Tradition, Flexibilität und Plastizität. Die Interaktion mit Klima und Biotop, also die ökologische Funktion des Verhaltens, wird besonders hervorgehoben. Hinweise auf den Menschen im Schlußkapitel zeigen erneut, daß in einigen Punkten (Dominanzverhalten, Hierarchie, Verhalten gegen Außenseiter) die Paviane ein geeigneteres Modell für das Verständnis der menschlichen Sozialstruktur abgeben als Schimpansen. Dem Büchlein muß in Hinblick auf die zunehmende Bedeutung der Primatenmodelle für das Verständnis des Menschen weite Verbreitung, nicht nur bei Biologen sondern vor allem auch bei Humanwissenschaftlern gewünscht werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

GOLLEY, F. B.; PETRUSEWICZ, K.; RYSCZOWSKI, L. (Eds.): **Small mammals: their productivity and population dynamics.** International Biological Programme 5. Cambridge: Cambridge University Press 1975. 451 S., 12,— £.

In 17 Beiträgen werden Fragen behandelt, die mit dem Energiefluß durch Kleinsäuger zusammenhängen. Neben energetischen Daten finden sich vor allem Aufsätze zur Populationsdynamik. Das Buch erwuchs aus mehreren Tagungen der Sektion IBP/PT (International Biological Programme/Productivity of terrestrial communities), bei und neben denen der Inhalt der Referate ausführlich diskutiert worden ist. Auf diese Weise sind konzentrierte, gründlich durchdachte Übersichten entstanden, wie solche über Kriterien der Altersschätzung, Methoden der Dichtebestimmung, unterschiedliche Typen demographischer Muster, Produktivität und Energiefluß bei Kleinsäugern, ihre Rolle in Ökosystemen der arktischen, der gemäßigten, der tropischen Zone und des nördlichen Wüstengürtels und Bekämpfungsmethoden. Nager stehen bei weitem im Vordergrund.

Obwohl das Buch über eine kaum mehr überschaubare Fülle von Ergebnissen informiert (im Literaturverzeichnis nach grober Schätzung etwa 1300 Zitate), ist es übersichtlich und kann deshalb ebenso zur schnellen Information wie zum Aufsuchen wichtiger Quellen empfohlen werden. Überflüssig erscheint nur eine Liste der Namen der behandelten Säugerarten ohne Seitenhinweise (die sich im Literaturverzeichnis ohnehin finden). Deutschland ist zu kurz gekommen. So findet man ein englisches, französisches, russisches und spanisches, aber kein deutsches Inhaltsverzeichnis. Unter den etwa 70 „contributors" ist kein Deutscher, und im Schriftenverzeichnis fehlt wichtige deutschsprachige Literatur. Diese Lage erinnert daran, daß längerfristige Forschungsprogramme über Populationsdynamik von Kleinsäugern bei uns kaum durchgeführt werden, und solche Pläne deshalb künftig stärker gefördert werden sollten. J. Niethammer, Bonn

Riedl, R.: **Die Ordnung des Lebendigen.** Systembedingungen der Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 372 S., 317 Abb., 7 Tab., 98,– DM.

Das Problem der abgestuften Mannigfaltigkeit in der organismischen Natur, die Ordnung des Lebendigen und ihre Erklärung, also das Grundproblem von wissenschaftlicher Taxonomie und Morphologie, tritt seit längerer Zeit in der Diskussion im deutschsprachigen Schrifttum in den Hintergrund, zumal die synthetische Evolutionstheorie (Huxley, Mayr, Rensch, Simpson) als umfassende Theorie die Bewährung bestanden hat und fast allgemein unter Biologen akzeptiert ist. Zweifellos bleiben eine Reihe von Spezialfragen sekundärer Bedeutung noch offen für künftige Forschung. Unabhängig davon wird aber immer wieder die Frage aufgeworfen, ob die Faktoren der synthetischen Theorie, Mutation, Selektion und Rekombination, ausreichen, um das Grundproblem der Ordnung in der Natur zu klären. Der Versuch einer umfassenden Darstellung des Ordnungsproblemes und der Begründung einer neuen, d. h. erweiterten, Theorie ist der Inhalt dieses Buches.

Vorweg sei gesagt, daß dem Verfasser zu danken ist, weil er mit diesem grundgelehrten Werk einen Anstoß zu erneuter Diskussion der Grundfragen der Biologie gegeben hat, unabhängig davon, wie man sich zu Einzelfragen stellen mag. Die Ordnung in der Natur wurde von der frühen Wissenschaft, wahrscheinlich schon in vorwissenschaftlicher Zeit, also jedenfalls lange vor der Konzeption der Theorie, gesehen. Nach Meinung des Autors reichen die bisherigen Deutungen aber nicht aus, um die Mechanismen der Makroevolution (transspezifische E.) und deren Ordnungscharakter (Richtung, Trends, Orthogenese) zu erklären.

Aufbauend auf Schrödinger untersucht der Verfasser zunächst den Ordnungsbegriff auf der Grundlage von Thermodynamik und Informationstheorie (Ordnung ist Gesetz mal Anwendung). Ordnung im Lebendigen wird mit negativer Entropie und Determinationsgehalt gleichgesetzt. Der Ordnungsgehalt einer Struktur ist dann quantitativ erfaßbar. Ordnung enthält nur einige wenige Grundmuster (Aufbau aus genormten Bauteilen, Hierarchie, wechselseitige Abhängigkeit und Weitergabe von Bauanleitungen). Der Hauptteil des Buches ist der Aufsuchung und Beschreibung dieser Grundmuster gewidmet.

In der Evolution spielen nun die Systembedingungen im Organismus eine wichtige Rolle. Selektion wirkt nicht nur von außen durch die Umweltbedingungen, sondern wird durch die Systembedingungen im Organismus weitgehend bestimmt. Damit ist die Evolution der Organismen in weitgehendem Maße dem Zufall entzogen. Die inneren Systembedingungen sind nicht einem mystischen „inneren Faktor" gleichzusetzen, sondern ergeben sich aus den funktionellen Systembedingungen innerhalb der Organisation und ihren Interdependenzen. Das Prinzip der Autoselektion ist nicht neu. Sein konsequenter Einbau in die Theorie und die Verknüpfung mit dem allgemeinen Ordnungsprinzip ist ein Verdienst des Verfassers. Ob es ihm gelungen ist, eine grundsätzlich neue Evolutionstheorie aufzubauen und ob mit der Einführung eines in der Organisation selbst gelegenen Ordnungsprinzipes Gegensätze in Grundfragen überbrückt wurden, scheint der Verfasser selbst nicht zu fordern, wenn er (S. 297) zu dem Schluß kommt: „ja, es wirkt nur Mutation und Selektion, aber letztere nicht nur von außen". Dem Ref. scheint es keineswegs schwierig, die neuen Vorstellungen in die synthetische Theorie einzubringen. Grundideen sind in vielen neueren evolutionsbiologischen Arbeiten bereits zu finden (Mayr; H. Weber; W. Bock). Auf die Überlegungen der Konstruktionsmorphologie und der funktionellen Morphologie (Kummer; Gutmann; Peters; Bock u. a.) sei in diesem Zusammenhang verwiesen. Riedls Buch enthält eine Fülle origineller Gedanken und ein überreiches Tatsachenmaterial. Der Fachmann wird es mit großem Gewinn lesen. Zu bedauern ist, daß in dem an sich sehr umfangreichen Schrifttumsverzeichnis wichtige Autoren aus den letzten Jahren fehlen (W. Bock; H. Weber). Ob sich der Wunsch des Autors erfüllt, einen großen Leserkreis, einschließlich Studenten und gebildeten Laien, zu erreichen, wagt der Ref. zu bezweifeln. Das Buch ist schwer zu lesen. Viele Begriffe werden eingeführt, aber nicht immer eindeutig definiert. Mannigfache Verschachtelungen, Vor- und Rückgriffe erschweren die Lektüre unnötig, ebenso wie eine oft gekünstelte Sprache. D. Starck, Frankfurt/M.

MAYR, E.: **Grundlagen der zoologischen Systematik.** Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Aus dem Englischen übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. O. KRAUS. Hamburg–Berlin: Paul Parey 1975. 370 S., 78 Abb., 20 Tab., 68,– DM.

Die Mannigfaltigkeit der Organismen und deren Ordnung ist und bleibt ein Grundproblem der Biologie, auch zu einer Zeit, in der experimentelle Methoden zu bedeutenden Erfolgen geführt haben und an den Universitäten fast ausschließlich betrieben werden. Die neue zoologische Systematik — E. MAYR ist einer der Begründer — hat sich als in besonderem Maße integrierende Wissenschaft ausgewiesen. Sie verwendet Befunde aus vielen Teilbereichen der Biologie und hat eine fundierte Theorie entwickelt. So gehen von ihr auch wieder Impulse nach vielen Richtungen aus. Die Entwicklung der modernen Evolutionsbiologie oder der Populationsgenetik ist ohne diese Anstöße nicht denkbar. Die Forschung auf dem Gebiet der Verhaltensbiologie, der Ökologie und der Genetik ist auf die Systematik angewiesen ebenso wie zahlreiche Gebiete der angewandten Biologie (Landwirtschaft, Schädlingskunde, Medizin).

Es ist daher sehr zu begrüßen, daß mit der Übersetzung des Buches von ERNST MAYR von 1969 ins Deutsche nun auch für unseren Sprachbereich ein wissenschaftlich fundiertes und gleichzeitig klar und für den Anfänger verständliches Handbuch vorliegt, das die theoretischen Grundlagen und Voraussetzungen ebenso behandelt wie es Anweisungen für das praktische Arbeiten auf systematischem Gebiet gibt. Der erste Teil des Buches (95 S.) behandelt die verschiedenen Möglichkeiten der Klassifikation, den Artbegriff und das Populationskonzept in der Systematik sowie die höheren Kategorien. Die Geschichte der Klassifikation und die verschiedenen Theorien werden eingehend besprochen. Systemen, die sich auf phylogenetische Merkmalsbewertung stützen, wird der Vorzug eingeräumt, weil sie über einen höheren Informationsgehalt als künstliche Systeme verfügen und weil durch sie interessante Evolutionsprobleme aufgedeckt werden können.

Im methodischen Teil (180 S.) werden Sammlungstechnik, Merkmalsauswahl und Merkmalsbewertung und Analyse der Variabilität berücksichtigt. Umfangreiche Kapitel sind den Fragen der taxonomischen Entscheidung im Artbereich, den Methoden der Klassifikation und der taxonomischen Publikation gewidmet. Die Auseinandersetzung um die Bewertung der phaenischen und kladistischen Systematik ist kritisch, erkennt aber beiden Wegen in sachlicher Weise ihren Rang im Rahmen einer nicht einseitig ausgerichteten, synthetischen phylogenetischen Systematik zu. Im Anhang werden die internationalen Regeln für die zoologische Nomenklatur besprochen und kommentiert. Literaturverzeichnis und Glossar beschließen den Band.

Es ist keine Frage, daß das Buch von MAYR wegen der Vielseitigkeit und des Kenntnisreichtums seines Verfassers und der sich daraus ergebenden Fähigkeit, Befunde aus vielen Bereichen in einer großartigen Synthese zusammenzufassen, einen besonderen Rang einnimmt. Die Präzision der Darstellung ist besonders hervorzuheben. Man wünscht sich, wohl bei uns vergebens, ein solches Buch in der Hand jedes Studenten der Biologie.

Der Übersetzer, O. KRAUS, hat mit viel Mühe und großem Geschick zahlreiche Hinweise auf Besonderheiten im deutschen Sprachbereich eingearbeitet und eine auch sprachlich hervorragend gelungene Bearbeitung vorgelegt. Ihm ist wie dem Verlag für die Herausgabe des Bandes zu danken. D. STARCK, Frankfurt/M.

BEDARD, J. (Ed.): **Alces: Ecologie de l'Original / Moose Ecology.** Québec: Les Presses de l'Université Laval. Vertrieb: Librairie Vuibert, 63 boulevard Saint-Germain, Paris 5e. 741 S., zahlr. Abb., $ 27.50.

1973 wurde in Quebec ein internationales Symposion über die Ökologie des Elches abgehalten. Jetzt liegen die 42 Einzelbeiträge über 6 Themenkreise gedruckt vor: über die ökologische Verbreitung, die Nahrungskomponenten, das Verhalten, die zwischenartlichen Beziehungen, die Populationsdynamik und das Wildlife Management. Zwar beschäftigen sich naturgemäß die meisten Beiträge mit den nordamerikanischen Unterarten. Doch liegen auch einige Berichte über die eurasiatischen Formen vor, u. a. über die Domestikationsversuche in der UdSSR.

Nach den vorliegenden Beobachtungen hat sich der Elchbestand heute überall konsolidiert oder ist durch gezieltes Management sogar angestiegen und expandiert in neue oder wie z. B. in der UdSSR erneut in Gebiete, die nach allgemeiner Landflucht der Bevölkerung wieder einen für den Elch geeigneten Biotop bieten. Denn als Laubäser an verschiedenen *Salix*-Arten ist der Elch auf bestimmte Niederwaldvegetationen angewiesen, wie sie vielfach durch

Waldbrände entstehen. Im Rahmen eines Managements werden solche Vegetationstypen heute z. T. durch Rodungen geschaffen. Ferner werden durch gezielten Abschuß eine bessere Bestandsstruktur und höhere Nachwuchsraten erzielt. Ausschlaggebend für eine Zunahme des Elchbestandes sind insbesondere optimale Winterbiotope.

In Nordamerika besteht zwar keine Nahrungskonkurrenz zu den *Odocoileus*-Arten, die andere ökologische Nischen bewohnen. Doch können einige ihrer Parasiten, besonders *Parelaphostrongylus tenuis* für die Elchverbreitung als limitierender Faktor wirken.

J. LANGE, Stuttgart

FOX, M. W.: **Vom Wolf zum Hund.** Entwicklung, Verhalten und soziale Organisation der Caniden. Aus dem Englischen übersetzt v. S. RÜCKER, bearb. v. E. TRUMLER. München: BLV Verlagsgesellschaft mbH 1975. 182 S., 159 Schwarzweißfot., 7 Zeichn., lamin. 39,– DM.

Der Titel dieses Werkes lautet in der englischen Originalausgabe: „Behaviour of Wolves, Dogs and Related Canids". Die Darstellung wird von zwei Grundgedanken getragen, nämlich einer vergleichenden Betrachtung von Verhaltenseigenarten verschiedener Caniden und einer vorwiegend auf eigenen Erfahrungen beruhenden Darstellung der Verhaltensbesonderheiten von Wölfen. Während die Schilderungen über Wölfe viele wichtige, interessante Daten enthalten, denen ein Wolfskenner sicher manche weiteren Einsichten beizusteuern vermag, fordert der vergleichende Abschnitt zur Kritik heraus. Einer der Gründe, welcher zur kritischen Zurückhaltung gegenüber vielen der vertretenen Meinungen veranlaßt, ergibt sich aus der Benutzung veralteter systematischer Vorstellungen. Noch immer wird MIVART (1890) zugrunde gelegt. Die modernen Grundauffassungen modernen systematischen Arbeitens und die Ergebnisse neuer systematischer Studien über Caniden blieben unberücksichtigt. Das Werk berücksichtigt in fast allen Teilen ziemlich ausschließlich Arbeiten, die in englischer Sprache abgefaßt wurden. Die vielfältigen Arbeiten, auch über das Verhalten, welche über Caniden in anderen Sprachen erschienen sind, scheinen unbekannt geblieben zu sein. So gibt das Buch keinen Einblick in den internationalen Wissensstand.

Dazu tritt in der deutschen Ausgabe ein weiterer Mangel: Es ist eine ungewöhnlich schlechte Übersetzung, was besonders im 1. Teil die Durchsicht oft quälend macht. Die Teile, welche sich mit dem Wolf befassen, sind wesentlich flüssiger. W. HERRE, Kiel

KAMPMANN, H.: **Der Waschbär.** Verbreitung, Ökologie, Lebensweise, Jagd. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 76 S., 29 Abb., 6 Tab., 16,80 DM.

Der Verlauf der Einbürgerung des Waschbären in Mitteleuropa in den vergangenen 40 Jahren, Angaben zur Morphologie und Lebensweise, bisherige Fang- und Abschußzahlen, die Bejagung und ökologische Bedeutung dieses Neuwelt-Kleinbären für die einheimische Fauna sind Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Ursprünglich als Pelztier nach Deutschland eingeführt, sind aus ausgesetzten Exemplaren und entlaufenen Farmtieren zunächst zwei lokale Waschbärpopulationen am Edersee (Hessen) und bei Strausberg (östl. Berlin) entstanden. Anhand von Fang- und Abschußergebnissen wird dargestellt, daß insbesondere in den vergangenen 10 Jahren eine zunehmende Ausbreitung dieser nordamerikanischen Raubwildart erfolgt ist. Der gegenwärtige Bestand wird auf ca. 40 000 Exemplare geschätzt. Es ist zu erwarten, daß in absehbarer Zeit Waschbären in allen geeigneten Lebensräumen Mitteleuropas vertreten sein werden.

Die schon in den 30iger Jahren geäußerten Bedenken von L. HECK und C. HAGENBECK, daß die Waschbären einen negativen Einfluß auf die einheimische Fauna nehmen werden, haben sich zwischenzeitlich als richtig erwiesen. Dort, wo dieser anpassungsfähige Neuwelt-Kleinbär in größerer Anzahl vorkommt, zeigen Niederwildbestände eine auffällig rückläufige Tendenz. Als unerwünschtes Raubwild genießt der Waschbär keinerlei Schonzeit und wird bedingungslos verfolgt. Aufgrund der nächtlichen Lebensweise ist seine Bejagung außerordentlich problematisch, so daß seine weitere Verbreitung nur schwer verhindert werden kann.

Mit der vorliegenden Schrift hat der Autor einen Überblick über den Verlauf der Einbürgerung des Waschbären in Mitteleuropa gegeben und die Notwendigkeit und Möglichkeiten seiner Bejagung aufgezeigt. Dem Anspruch einer „umfassenden Waschbärenmonographie" wird die vorliegende Arbeit nicht gerecht, da sie systematische und phylogenetische Mängel enthält und wesentliche wildbiologische sowie ethologische Veröffentlichungen vornehmlich amerikanischer Autoren unberücksichtigt geblieben sind. D. LÖHMER, Hannover

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Die Ordnung des Lebendigen

Systembedingungen der Evolution. Von Prof. Dr. Rupert Riedl, Vorstand des I. Zoologischen Instituts der Universität Wien. 1975. 372 Seiten mit 317 Abbildungen und 7 Tabellen. Balacron gebunden 98,— DM

„Das Werk enthält eine Theorie der transspezifischen Evolution, wie sie mit den Großabläufen der Stammesgeschichte gegeben ist. Im Unterschied zu spekulativen Deutungen der Makroevolution begrenzt oder verwirft sie nicht die Gültigkeit der von Darwin und Mendel ausgehenden synthetischen Theorie der Evolution, sondern fußt auf ihr. Über ihren bisherigen Stand hinausführend, bildet sie die Evolution jedoch dialektisch als Vorgang ab, in dem die Wirkungen des Evolutionsmechanismus auf ihre Ursachen zurückwirken. Dafür wird in umfassender Weise das biologische Gesamtwissen der Gegenwart, von der Molekularbiologie bis zur Ökologie, Morphologie, Systematik und historischen Phylogenetik ausgewertet und mit dem Rüstzeug der kybernetischen Informationstheorie und der Thermodynamik zu einem Aussagengebäude von zwingender Logik verarbeitet . . . Insgesamt ist das Werk eine wissenschaftliche Leistung, die größte Achtung und Beachtung gebietet. Wer immer sich für Probleme der Evolution, für allgemeine und theoretische Biologie, für das Verhältnis der Methoden und Ergebnisse ‚traditioneller' und ‚moderner' Disziplinen der Biologie oder für philosophische Probleme der Biologie interessiert, sollte Riedls Buch sehr aufmerksam lesen."
Biologische Rundschau

„Das Studium des Buches wird sicher allen an der Evolution Interessierten einen großen Gewinn bringen. Riedl zeigt überzeugend und klar auf, daß sich im Evolutionsgeschehen selbst ein Rückkoppelungsmechanismus aufgebaut hat. In vier großen Kategorien – Norm, Hierarchie, Interdependenz und Tradierung – behandelt er die Phänomene, die den Aufbau eines so überaus gegliederten Systems der Lebewesen ermöglicht haben." Biologie in unserer Zeit

Grundlagen der zoologischen Systematik

Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Von Dr. Ernst Mayr, Alexander Agassiz Professor der Zoologie, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge/Mass. Aus dem Englischen übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. Otto Kraus, Hamburg. 1975. 370 Seiten mit 78 Abbildungen und 20 Tabellen. Balacron gebunden 68,– DM

Die zoologische Systematik hat in den letzten dreißig Jahren wesentliche Impulse erhalten. Die Heranbildung geeigneten wissenschaftlichen Nachwuchses, an den hohe Anforderungen zu stellen sind, gewinnt deshalb, zugleich aber auch im Hinblick auf die zentrale, integrierende Stellung der Systematischen Zoologie, große Bedeutung. Doch fehlte hierfür bislang ein Handbuch, das dem Anfänger als Einführung und dem erfahrenen Forscher als kritische Anregung dienen kann. Ein solches Standardwerk steht mit diesem Buch jetzt zur Verfügung.

„Die Systematik in ihrer Bedeutung für die Evolutionsforschung und letztlich alle Teilgebiete der modernen Biologie sowie deren Anwendung in der Züchtung oder im Naturschutz, hat eine Renaissance erlebt. Aus ihrer historischen Entwicklung und immer größeren Verzweigung heraus gesehen, ist die Systematik ein so komplexes Sachgebiet geworden, daß sich zahllose Biologen zeitlebens damit befassen können. Die Regeln der zoologischen Nomenklatur und ihre strikte Befolgung werden von einer ständigen internationalen Kommission überwacht. Irrtümer und Widersprüche sind dennoch nicht ausgeblieben. So ist diese Einführung in die zoologische Systematik von einem weltbekannten Systematiker mehr als nur eine Erläuterung von Theorie und Praxis, gespickt mit Definitionen, methodologischen und biologischen Erklärungen. Sie ist vielmehr verbindlich für alle Zoologen, die auf dem Gebiet der Taxonomie und Systematik in Forschung, Lehre und publizistisch tätig sind." Wissenschaftl. Literaturanzeiger

Artbegriff und Evolution

Von Prof. Dr. Ernst Mayr, Harvard University, Cambridge/Mass. Aus dem Englischen übertragen von Prof. Dr. Gerhard Heberer, Göttingen, unter Mitarbeit von Prof. Dr. Georg H. W. Stein, Berlin. 1967. 617 Seiten mit 65 Abbildungen und 42 Tabellen. Leinen 94,– DM

„Es ist beeindruckend, welche Fülle von Material in diesem Buch verarbeitet wurde und zu einer Gesamtschau unserer Erkenntnisse im Bereich der Evolutionsbiologie zusammengefaßt werden konnte. Wir haben dem Autor für seine ausgezeichnete Arbeit zu danken, deren Studium für jeden Biologen unerläßlich ist und die eine der gründlichsten und umfassendsten Publikationen der Evolutionsforschung bleiben wird." Theoretische und angewandte Genetik

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Mammals

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. Band · Heft 5

Oktober 1976



VERLAG PAUL PAREY HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 5, S. 257—320
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (5), 257—320 (1976)

Beitrag zur Kenntnis der Crociduren-Fauna Siziliens (Mammalia: Insectivora)

Von I. Vesmanis

Aus dem Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main
Direktor: Prof. Dr. W. Schäfer

Eingang des Ms. 30. 12. 1975

Die Säugetierfauna von Sizilien ist nur lückenhaft bekannt; besonders umstritten ist die systematische Stellung der dort vorkommenden Crociduren (vgl. Krapp 1969). Es sind zwar ausreichend viele Fundorte von der Insel bekannt (vgl. Abb. 14), doch fehlen Aufsammlungen auf Populationsbasis. Ein Vergleich der Stücke von Sizilien mit Exemplaren vom italienischen Festland ist wegen der noch umstrittenen Stellung von *C. suaveolens italica* Cavazza, 1912 und *C. s. debeauxi* Dal Piaz, 1925 schwierig (Niethammer 1962). Das Typusexemplar von *C. s. debeauxi* befindet sich im „Museo Civico di Storia Naturale Genova" (schriftl. Mitt. von Prof. Dr. E. Tortonese, 2. 5. 1975); der Typus von *s. italica* befindet sich (schriftl. Mitt. von Dr. M. C. Azzaroli, 10. 4. 1975) wahrscheinlich in Bologna. Leider konnten beide Exemplare noch nicht untersucht werden. Aufsammlungen auf Populationsbasis, wie sie Kahmann und Kahmann (1954) von der Insel Korsika und Kahmann und Einlechner (1959) von der Insel Sardinien uns vorgestellt haben, fehlen von S-Italien. Eine Diskussion des vorliegenden Materials aus Sizilien mit Exemplaren aus Tunesien in einer darstellenden morphometrischen Sicht, analog zu Kahmann und Vesmanis (1974, 1976), Vesmanis und Kahmann (1976) und Vesmanis (1975, 1976 a–e, 1976) bietet sich durch die Aufsammlungen von Vesmanis, Kahmann und Bernard (n=79, Cap Bon, El Haouaria und Ain Draham) an. Zoogeographische Schlüsse im Sinne von de Lattin (1967) und Müller (1974) wären sicherlich noch verfrüht. Die vorliegende Arbeit soll sich zunächst nur mit der Grundlagenforschung (Mayr 1967, 1975), dem Versuch zur Erfassung und Darstellung auf morphometrischer Basis verschiedener Taxa beschäftigen.

Im Text und in den Tabellen verwendete Abkürzungen

Schädelmaße: CIL = Condyloincisiv-Länge; CBL = Condylobasal-Länge; PL = Prosthion — Lambda; SKB = Schädelkapsel-Breite; SKL = Schädelkapsel-Länge; SB = Staphylion — Basion; SV = Sphenobasion — Vertex; MSQ = Maxillofrontale — Squamosum; IB = Interorbital-Breite; JB = Joch-Breite; LB = Lacrymale Breite; GL = Gaumen-Länge; RL = Rostrum-Länge, gemessen zwischen I-Alveole und P^4-Alveole; RB = Rostrale Breite; RH = Rostrum-Höhe, über P^4; AI = Angulare — incl. Incisivus; UKL = Unterkiefer-Länge; CL = Condylar-Länge; CH = Coronar-Höhe; CB = Coronar-Breite; PCH = Postcoronar-Höhe; GKL = Gelenkkopf-Länge; GKB = Gelenkkopf-Breite; RZ = Rhinion — Zygion.
Zahnmaße: M-M = maximale Breite über den Molaren (Kronen); OZL = obere Zahnreihen-Länge, I-M^3; UZL = untere Zahnreihen-Länge, incl. I; P^4-M^3 = Zahnreihen-Länge, P^4 — M^3; LP^4 = Länge P^4, Vorderrand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BP^4 = Breite P^4, Basis Hypoconus — Metastyl außen; LM^1 = Länge M^1, Vorderrand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BM^1 = Breite M^1, Parastyl außen — Basis Protoconus; LM^2 = Länge M^2, Vor-

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 257—273

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

derrand Parastyl — Hinterrand Metastyl; BM^2 = Breite M^2, Parastyl außen — Basis Protoconus; LM^3 = maximale Länge M^3; LM_1 = Länge M_1, Basis Paraconid — Basis Entoconid; BM_1 = Breite M_1, Mesoconid — Basis Protoconid; BM^+_1 = Breite M_1, Entoconid — Basis Hypoconid; LM_2 = Basis Paraconid — Basis Entoconid; BM_2 = Breite M_2, Mesoconid — Basis Protoconid; BM^+_2 = Breite M_2, Entoconid — Basis Hypoconid; LM_3 = maximale Länge M_3; BM_3 = maximale Breite M_3.

Eine detaillierte Abbildung der einzelnen Meßpunkte ist aus Kahmann und Vesmanis (1974) zu ersehen.

Andere Abkürzungen: CB = Sammlung Bernard Gembloux. CKB = Sammlung Krapp Bonn. MAKB = Sammlungen Museum Alexander Koenig Bonn. USNM = United States National Museum Washington. SMF = Sammlungen Senckenberg Museum Frankfurt am Main.

Das Typusexemplar *Crocidura sicula* Miller, 1901

(Informationen aus der Literatur)

Crocidura sicula wurde von Miller (1901) als Art beschrieben: Erwachsenes ♂, Schädel und Balg USNM 103301; gesammelt von D. Coolidge am 20. 6. 1900 in Palermo. Die Art soll in den Körpermaßen kleiner sein als *C. russula* aus Mitteleuropa, die Färbung ober- und unterseits heller als bei Tieren vom Festland. Oberseite „faintly clouded with broccoli-brown"; viele Haarspitzen zeigen im Licht einen silbrigen Glanz; die Unterseite „pale smoke-grey approching white"; der Übergang von der Rücken- zur Bauchfärbung soll deutlicher ausgeprägt sein, als bei *russula*. Schädel und Zähne zeigen keine Besonderheiten, sind jedoch merklich kleiner in den Abmessungen als *C. russula*. Maße (Miller 1901) von dem Typus: TL = 100, KR = 68, S = 32, HF = 13 (12) mm. Ein erwachsenes ♀ von der terra typica hat die Maße: TL = 110, KR = 75, S = 35, HF = 13 (12) mm.

Trouessart (1904) führte in seinem Katalog *sicula* als Art an, (1910) brachte er eine Übersetzung der Beschreibung von Miller (1901).

Miller (1912) standen insgesamt 14 Exemplare von Sizilien (Palermo; Marsala; San Giuglielmo, Castelbuono) zur Verfügung, die er alle als *sicula* determinierte. Farbe und Maße sollen nun ähnlich *C. r. pulchra* sein, von einer scharf abgesetzten Seitenfärbung ist nicht mehr die Rede. Einige Schädelmaße vom Typus (103301) werden unterschiedlich angegeben:

103 301 ♂	Mandibel-L.	obere Zahnreihen-L.	untere Zahnreihen-L.
Miller (1901)	9.0	8.4	8.0
— (1912)	9.6	8.0	7.8

In der Maßtabelle (: 113) fällt auf, daß das Typusexemplar deutlich die kleinste CBL aufweist: 17.6; CBL San Giuglielmo, Palermo (n = 5) $\bar{x}$ = 18.5 mm. Der Wert von 18.5 liegt sehr nahe dem Mittelwert von *r. pulchra* (: 106, 107) : n = 25, $\bar{x}$ = 18.7 mm.

Während Gulino (1939) *sicula* einen ganzen Rassenkreis zusammen mit Tieren vom italienischen Festland zusprach, betrachtete Wettstein-Westersheim (1925) *sicula* als Unterart von *C. leucodon*.

Hagen (1954) fing 4 Wimperspitzmäuse in Sizilien (Ciane, Syrakus; Castel Mola bei Taormina; am Alcantara, NO-Rand des Ätna und bei Taormina), die sie alle als *leucodon sicula* bezeichnete. Der Färbung nach sollen die Stücke nicht an *leucodon* erinnern, eher an deutsche jugendliche Stücke von *russula*. Das Exemplar von Ciane fällt deutlich aus der kleinen Reihe heraus (Tab. 2: 4). Hagen nahm an, daß dieses

Tier, obwohl es mit 4 ca. 2 mm großen Embryonen trächtig war, noch nicht voll erwachsen war, was Zahn- und Schädelbefund bestätigen (: 3). Eine Nachuntersuchung dieses Exemplares zeigte aber, daß die Zähne deutlich abgekaut waren, d. h., daß ich — im Gegensatz zu HAGEN — dieses Tier als voll erwachsen ansehe. Nach der Tab. 2 in HAGEN zeigt das Tier von Ciane fast die gleichen Abmessungen wie der Typus *sicula;* die restlichen 3 Exemplare, die HAGEN gefangen hatte, liegen deutlich (z. B. CBL Ciana: 17.6; *sicula* Typus: 17.6 — CBL $\bar{x}$ Castel Mola, Alcantara und Taormina: 19.7 mm) darüber. HAGEN betrachtete die gute metrische Übereinstimmung des Stückes von Ciane mit dem Typus *sicula* als zufällig. Bezüglich der Färbung der Gesamtserie ist HAGEN (: 4) widersprüchlich: „Nach Körpermaßen und Färbung gehören die vier Stücke einwandfrei zu *Crocidura leucodon sicula* Miller." Dann jedoch schreibt sie im nächsten Absatz: „Sicher gehören trotz allem die Stücke von Sizilien zum *leucodon*-Rassenkreis. Habitus und Biotopwahl sprechen dafür. Die Färbung erinnert allerdings eher an deutsche jugendliche Stücke von *russula* als an adulte von *leucodon.*"

KLEMMER und KRAMPITZ (1954) führten in ihrer Säugetierfauna Siziliens 2 Exemplare aus Misilmeri, Provinz Palermo, auf; beide Tiere wurden als *leucodon sicula* bestimmt: Färbung Benzo Brown XLVI auf dem Rücken mit silbrigem Schimmer, die Bauchseite Pale Smoke Gray (nach RIDGWAY 1912), ohne die typische scharfe Trennungslinie zwischen Bauch- und Rückenfärbung. Die unterartliche Zuordnung von *sicula* zu *leucodon* wurde mit dem Höhen-Breiten-Index der Schädelkapsel begründet.

KAHMANN und KAHMANN (1954) betrachteten *sicula* als eigenständige Art.

PASA (1959) sah in seiner Auswertung sizilianischer Eulengewölle *sicula* als Art an, die aufgrund der kleineren Abmessungen nahe europäischen *russula* steht. Als Fundorte werden Monserrato; Porto Empedocle; Agrigento, Girgenti; Lago di Naftia; Rocca Stefana; Monte Pellegrino und Mazarà, contrà la Giuliana genannt.

TOSCHI und LANZA (1959) führten *sicula* als Unterart von *leucodon* an, größenmäßig zwischen *russula* und *leucodon* stehend: KR = 62—77; HF = 11—13.5; S = 31—42; CBL = 17.6—20; JB = 6—6.4; SKB = 8.5—9.2; SKH = 4.3—5; OZL = 8—9; CL = 9.6—10.4 mm.

NIETHAMMER (1962) wies auf die umstrittene systematische Stellung von *sicula* hin: „Der in Deutschland so auffallende Färbungsunterschied zwischen *C. russula* und *C. leucodon* wird um so geringer, je weiter man nach Süden kommt, und die sizilianische *Crocidura sicula,* wahrscheinlich ein Feldspitzmausvertreter, schwankt auch heute noch in der Literatur zwischen *russula* und *leucodon.*"

ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1966) stellten *sicula* mit Vorbehalt zu *C. leucodon.*

KRAPP (1969) sammelte eine Serie (n = 8) *C. suaveolens* von den ägadischen Inseln und weist bei der Bestimmung seines Materials auf die umstrittene Stellung von *sicula* hin. Er zweifelt — aufgrund seiner Serie — die Vermutung von NIETHAMMER (1962) an, daß *sicula* vielleicht eine Rasse von *suaveolens* sei.

LEHMANN (1969) stellte Tiere aus Erzurum und Tatvan zu *sicula.* Bezüglich der systematischen Stellung von *sicula* teilte RICHTER (: 303) LEHMANN mit, daß er nur das Stück aus Ciane der HAGENschen Serie als *sicula* ansehen würde, alle anderen als eine *leucodon-ssp.* Im Gegensatz zu LEHMANN stellte RICHTER die Exemplare aus Erzurum zu *leucodon.* LEHMANN erkannte aufgrund der von MILLER (1912) aufgeführten Maße eine Inhomogenität der *sicula*-Serie in MILLER (1912) und vermutet, daß nur das Typus-Exemplar eine echte *sicula* ist.

RICHTER (1970) bemühte sich in seiner Arbeit um eine taxonomische Gliederung der paläarktischen Arten der Gattung *Crocidura.* Als unterscheidendes Merkmal dient der Protoconus des proßen P^4. Bei der *russula*-Gruppe bildet er die vordere Begren-

zung der Innenkante des Zahnes. Bei allen anderen ist dieses Tuberkel buccad verschoben: es ist „in Richtung der Mitte der Vorderkante vom P⁴ versetzt" (: 298). Danach soll (: 294) die Subspeziesgruppe *russula* Nordwestafrika, Westeuropa bis zum Westrand der Alpen, zum Bodensee und zur Elbe bei Dresden, ferner die westmediterranen Inseln Sardinien, Sizilien, Malta und die Balearen besiedeln. In seiner Übersicht der systematischen Gliederung (: 297) erscheint *sicula* als Subspezies der Subspeziesgruppe *russula* (Verbreitung: westmediterran).

Angaben von A. Gardner zum Typus *C. sicula*

Da Typen-Material in den seltensten Fällen ausgeliehen wird, gab mir Dr. A. Gardner am 18. 7. 1975 (U.S.N.M.) Auskunft über *C. sicula* und *C. caudata*. Die Etikettinformationen von *sicula* stimmen mit der Beschreibung von Miller (1901) in allen Angaben überein.

Der Typus *C. sicula* mit Diskussion

Gardner schickte mir fünf Aufnahmen von dem Typus *sicula*. Auf den Aufnahmen kann man leider nur schwer erkennen, daß die Zähne mäßig abgekaut sind. Es handelt sich daher sicherlich nicht um ein Jungtier, wie es Hagen (1954) angenommen hatte. Interessant ist hier der P⁴, der von einem Negativ vergrößert herausgezeichnet wurde (Abb. 1—2). Nach Richter (1970) soll bei *russula* der Protoconus die vordere Innenkante des Zahnes bilden. Dies trifft bei *sicula* auf der linken Seite (Abb. 2) zu. Hier ist auch der Hypoconus sehr klein, und die Rinne zwischen Protoconus und Hypoconus inkl. vorderem Cingulum verläuft in Richtung Metastyl. Hieraus resultierend müßte man *sicula* als Unterart von *russula* betrachten.

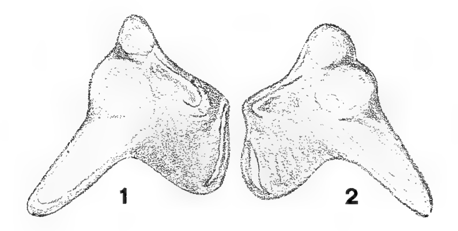


Abb. 1 und 2. Rechter und linker P⁴ vom Typus *C. sicula*. Man beachte die unterschiedliche Lage des Protoconus. (Abmessungen s. Tab. 2).

Betrachtet man dagegen den rechten P⁴ (Abb. 1) von *sicula*, so ist hier der Protoconus buccad, also in Richtung Parastyl verschoben. Der Hypoconus ist mit dem vorderen und hinteren Cingulum zu einer Leiste verschmolzen, die nun in ihrer Gesamtheit die Zahninnenbasis bildet. Die Rinne zwischen Protoconus und der ent-

Tabelle 1

Variation des Protoconus vom P⁴ bei *Crocidua russula*

	Sardinien	Sizilien	Tunesien
untersuchte Exemplare	44	17	58
Protoconus des P⁴ auf der vorderen Innenecke n, %	38, 86.4	15, 88.2	38, 65.5
Protoconus des P⁴ buccad verschoben; n, %	6, 13.6	2, 11.8	20, 34.5
Verschiebung in mm	0.01—0.02	0.01—0.03	0.01—0.05

standenen Leiste läuft parallel zur Zahninnenbasis. Nach RICHTER (1970) entspräche dies der *gueldenstaedti-* und *suaveolens*-Subspeziesgruppe; *sicula* müßte also nach dem rechten P^4 zu *gueldenstaedti/suaveolens* gehören.

Folgende Fragestellung drängt sich auf: Eignet sich der Protoconus des P^4 wirklich zur Unterscheidung der einzelnen Taxa im gesamten Mittelmeerraum? Die beiden P^4 des Typus-Exemplares von *sicula* sprechen gegen die Darstellungen von RICHTER (1970). Das würde bedeuten, daß die Annahmen von RICHTER zunächst nur für Mitteleuropa zutreffen. Eigene Materialüberprüfungen von Frankreich und Deutschland bestätigen dies im Augenblick. Jede *Crocidura*-Serie sollte auf die RICHTERschen Merkmale hin untersucht werden; doch muß dann kritisch geprüft werden, ob diese Kennzeichen zur eindeutigen — lokal betrachtet — Unterscheidung führen. Bei der Nachuntersuchung, speziell den P^4 betreffend (VESMANIS 1976 c) von sardischem *Crocidura*-Material fiel mir die variable Lage des Protoconus auf. 58 Exemplare *C. russula yebalensis* vom Cap Bon und Ain Draham (N-Tunesien) zeigten, daß bei 65.5 % der Protoconus des P^4 auf der vorderen Innenecke des Zahnes saß, aber bei 34.5 % war er buccad (max. 0.05 mm) verschoben. Die Variation des Protoconus vom P^4 bei *C. russula* aus Sardinen, Sizilien und Tunesien ist in der Tabelle 1 dargestellt. Es soll hier jedoch nicht der Anschein geweckt werden, daß die Verschiebung des Protoconus in Richtung Parastyl geographisch von Norden nach Süden zunimmt. Die Darstellungen in der Tabelle 1 würden sich sicherlich schnell ändern, wenn die *Crocidura*-Serien bezüglich ihrer Anzahl auf gleichen — statistisch auswertbaren — Nenner gebracht werden könnten.

Maße von *C. sicula*

Die Maße des Typus, gemessen von A. GARDNER, sind in der Tabelle 2 mit jenen von *caudata, russula* (Sizilien) und *suaveolens* (Lèvanzo, Marèttimo, Favignana) dargestellt. Auffällig ist die gute Übereinstimmung der *sicula*-Maße mit den Maßen des Tieres von Ciane, das RICHTER als *russula sicula* (Etikett) determinierte. Die Maße von *sicula* liegen teils über denen von *suaveolens* aus Lèvanzo, Marèttimo und Favignana, oder nahe dem Maximum der Serie aus Favignana. Wie die Abb. 10—13 zeigen, ist *sicula* viel kleiner als *leucodon* (Italien, Jugoslawien). Daher schlage ich vor *sicula* Artstatus zuzusprechen: *Crocidura sicula* Miller, 1901.

Der Holotypus *Crocidura caudata* Miller, 1901

(Informationen aus der Literatur)

Crocidura caudata wurde von MILLER (1901) als Art, nach einem einzigen Exemplar, beschrieben. Besondere Kennzeichen: In den Körpermaßen länger als *sicula,* mit besonders langem Schwanz; das Rostrum soll kürzer sein als bei *russula* und *sicula,* dagegen die Interorbitalregion breiter; der erste einspitzige Zahn groß ausgebildet, die beiden folgenden klein.

MILLER (1912) hielt einige in 1901 aufgeführte Kennzeichen von *caudata* als nicht mehr so bedeutend: abgesehen vom langen Schwanz (die letzten 13 mm sind zusammengedrückt) unterscheidet sich *caudata* in den äußeren Merkmalen nicht von *russula.* Auch das Gesichtsfeld des Schädels soll nicht merklich von *russula* unterschieden sein. Erstmals gibt MILLER von dem beschädigten Schädel Maße an (: 113). Allerdings stimmen in der Tabelle von MILLER (1912) einige Daten mit seiner Originalbeschreibung (1901) nicht überein. Während der Holotypus von *caudata* 1901

Tabelle 2

Darstellung von Körper- und Schädelmaßen von Crociduren Siziliens und den ägadischen Inseln

Maß	*C. sicula* Typus	*C. caudata* Typus (Miller, 1901)	MAKB 53.149	*C. russula* Sizilien n, x_{min}—$\bar{x}$—x_{max}	*C. suaveolens* Lèvanzo	— Marèttimo	— Favignana n, x_{min}—$\bar{x}$—x_{max}
KR	68	63	67.5	15, 50.0 —69.0 —77.0	60.5	63.0	7, 60.5 —64.5 —69.5
S	32	52	35	15, 28.0 —35.7 —42.0	31+	35.5	6, 32.0 —33.3 —35.0
HF	13 (12)	15 (14)	11	14, 11.5 —12.3 —13.5	12+	11.7	6, 11.0 —11.3 —12.0
OL	—	—	10	12, 6.0 — 7.4 — 9.5	7.5	9.0	4, 7.0 — 7.5 — 8.0
CIL	18.4	—	18.4	10, 18.71—19.63 20.35	18.76	18.06	5, 17.46—17.74—18.10
CBL	17.5	—	17.47	11, 18.10—18.82—19.74	17.83	17.25	5, 16.70—16.88—17.24
PL	15.4	—	15.04	11, 15.80—16.32—17.15	15.24	14.80	5, 14.36—14.64—15.04
MSQ	3.8	4.0	3.57	12, 3.71— 4.04— 4.38	3.74	3.50	5, 3.40— 3.50— 3.59
SKB	8.5	—	—	7, 8.60— 8.89— 9.20	8.67	8.50	5, 8.21— 8.40— 8.61
IB	3.7	4.0	3.92	13, 3.80— 4.12— 4.45	4.15	4.00	5, 3.85— 3.91— 3.96
JB	6.0	5.9	5.75	15, 5.80— 6.18— 6.63	5.96	5.90	7, 5.39— 5.61— 5.90
LB	3.5	3.6	3.28	14, 3.17— 3.46— 3.82	3.36	3.30	7, 3.02— 3.24— 3.40
SKL	9.9	—	10.18	11, 10.30—10.80—11.20	10.25	9.80	5, 9.50— 9.81—10.01
GL	7.7	7.5	7.29	15, 7.10— 7.98— 8.70	7.58	7.45	6, 6.91— 7.12— 7.38
SB	8.1	—	8.38	10, 8.20— 8.83— 9.56	8.44	7.86	5, 7.69— 7.94— 8.10
SV	4.4	—	4.20	8, 4.10— 4.37— 4.75	4.26	4.38	5, 4.19— 4.27— 4.37
M-M	5.8	5.7	5.44	15, 5.56— 5.85— 6.15	5.66	5.59	6, 5.09— 5.31— 5.48
RB	2.6	2.5	2.24	15, 2.13— 2.49— 2.74	2.17	2.52	7, 2.18— 2.32— 2.45
OZL	8.3	8.2	8.32	14, 8.14— 8.68— 9.31	8.45	8.14	6, 7.73— 7.90— 8.08
P^4-M^3	4.7	4.9	4.59	15, 4.35— 4.76— 5.15	4.75	4.46	7, 4.19— 4.34— 4.60
AI	12.3	12.5	12.06	13, 12.21—12.96—13.66	12.35	12.10	7, 11.51—11.88—12.40
UKL	10.0	10.5	9.92	12, 10.10—10.82—11.40	10.16	10.06	7, 9.28— 9.77—10.36
CL	9.6	10.1	9.56	15, 9.64—10.32—11.04	9.76	9.46	7, 8.86— 9.29— 9.65
UZL	7.8	7.6	7.68	15, 7.55— 8.03— 8.52	7.79	7.61	7, 7.19— 7.39— 7.70

Tabelle 2 (Fortsetzung)

Maß	*C. sicula* Typus	*C. caudata* Typus (Miller, 1901)	MAKB 53.149	*C. russula* Sizilien n, x_{min}—$\bar{x}$—x_{max}	*C. suaveolens* Lèvanzo	— Marèttimo	— Favignana n, x_{min}—$\bar{x}$—x_{max}
C-M_3	5.8	6.6	5.70	15, 5.50— 5.90— 6.21	5.80	5.70	7, 5.29— 5.45— 5.70
CH	4.4	4.8	4.43	15, 4.45— 4.63— 5.03	4.37	4.46	7, 4.15— 4.25— 4.45
CB	2.7	2.7	2.28	14, 2.28— 2.51— 2.64	2.32	2.28	7, 2.28— 2.36— 2.56
PCH	2.1	2.5	2.28	13, 2.24— 2.35— 2.52	2.20	2.28	7, 2.12— 2.18— 2.32
GKL	1.9	2.0	1.88	14, 1.84— 2.05— 2.20	1.92	1.92	7, 1.68— 1.79— 1.84
GKB	0.9	0.9	0.92	14, 0.84— 0.98— 1.44	0.96	0.88	7, 0.80— 0.86— 0.92
RL	2.5	2.6	2.48	13, 2.48— 2.66— 2.92	2.56	2.56	6, 2.28— 2.38— 2.52
RH	1.6	1.9	1.36	13, 1.56— 1.67— 1.80	1.64	1.64	6, 1.44— 1.51— 1.60
LP^4	1.9	1.9	1.84	14, 1.80— 1.98— 2.08	2.00	1.84	7, 1.84— 1.85— 1.88
BP^4	1.8	1.8	1.60	14, 1.64— 1.79— 1.88	1.80	1.64	7, 1.64— 1.73— 1.76
LM^1	1.6	1.6	1.60	14, 1.48— 1.56— 1.68	1.52	1.48	7, 1.36— 1.41— 1.48
BM^1	1.6	1.6	1.68	14, 1.72— 1.78— 1.84	1.84	1.80	7, 1.68— 1.74— 1.80
LM^2	1.3	1.4	1.28	14, 1.28— 1.35— 1.44	1.32	1.32	7, 1.24— 1.27— 1.32
BM^2	2.0	1.8	1.92	14, 1.92— 2.03— 2.16	2.04	1.92	7, 1.80— 1.90— 2.00
LM^3	1.2	1.4	1.16	14, 1.16— 1.29— 1.44	1.20	1.20	7, 1.04— 1.14— 1.24
LM_1	1.4	1.4	1.40	13, 1.32— 1.45— 1.56	1.36	1.40	7, 1.28— 1.32— 1.36
BM_1	1.0	1.0	0.88	13, 0.92— 0.96— 1.00	0.84	0.92	7, 0.88— 0.90— 0.96
BM^{+}_{1}	1.1	1.1	0.96	13, 1.08— 1.12— 1.20	1.04	1.08	7, 0.96— 1.01— 1.12
LM_2	1.1	1.1	1.16	13, 1.16— 1.21— 1.28	1.16	1.20	7, 1.04— 1.09— 1.12
BM_2	0.9	0.9	0.84	13, 0.88— 0.92— 0.96	0.84	0.92	7, 0.80— 0.85— 0.88
BM^{+}_{2}	1.0	1.0	0.92	13, 0.96— 1.00— 1.08	0.92	1.00	7, 0.84— 0.93— 1.00
LM_3	1.2	1.2	1.16	12, 1.16— 1.22— 1.28	1.24	1.16	7, 1.12— 1.15— 1.20
BM_3	0.7	0.7	0.68	12, 0.64— 0.69— 0.72	0.68	0.68	7, 0.56— 0.63— 0.68
RZ	7.1	6.6	5.90	14, 6.20— 6.57— 7.17	6.18	6.25	7, 5.85— 6.01— 6.25

noch ein jungadultes ♀ war, ist es jetzt zu einem jungen ♂ mit nicht abgekauten Zähnen geworden (vgl. Tab. 3).

Kahmann und Kahmann (1954) und Kahmann und Einlechner (1959) stellten *caudata* zur *russula*-Gruppe, nahe *r. cyrnensis* von Korsika.

Toschi und Lanza (1959) wiesen auf die schwierige systematische Stellung des Holotypus hin und betrachteten *caudata* als eine Unterart von *russula,* hauptsächlich gekennzeichnet durch den überaus langen Schwanz.

Ellerman und Morrison-Scott (1966) sahen in *caudata* eine eigene Art (wahrscheinliche Verbreitung: Sizilien — *C. c. caudata;* Korsika — *c. cyrnensis* und Balearen — *c. balearica)* mit zwei Unterarten neben der Nominatform.

Richter (1970) sah auf Sizilien nur Vertreter der Subspeziesgruppe *russula.* In seiner Neugliederung der paläarktischen Crociduren wurde *caudata* nicht in die Liste aufgenommen. Die Begründung finden wir in einer Fußnote (:298): „Nicht aufgeführt wurden die fragliche *caudata* Miller, 1901, ... da es sich hier nach der dargelegten Version dabei nur um nicht völlig erwachsene Vertreter von Angehörigen der Subspeziesgruppen *russula* und *gueldenstaedti* handeln kann."

Angaben zu *C. caudata* von A. Gardner

Während bei *sicula* die Etikettinformationen mit der Beschreibung übereinstimmen, finden wir bei dem Holotypus von *caudata* abweichende Angaben, die in der Tabelle 3 zusammengefaßt dargestellt sind. Während Miller (1901, 1912) als Kopf-Rumpf-Länge 63 mm angibt, steht auf dem Etikett 74 mm. Entscheidend dürfte auch die unterschiedliche Wiedergabe der Schwanz-Länge sein: Miller (1901, 1912) gibt 52 mm an, auf dem Etikett finden wir jedoch 48 mm, wobei noch die letzten 14 mm des Schwanzes zusammengedrückt sind; wahrscheinlich wäre er in Wirklichkeit noch kürzer, also gar nicht mehr so weit — wie immer angenommen — vom Maximum der *russula*-Werte entfernt.

Der Holotypus *C. caudata* mit Diskussion

Die mir von A. Gardner übersandten fünf Fotos vom Holotypus *caudata* zeigen, daß

Tabelle 3

Darstellung unterschiedlicher Angaben über den Holotypus *Crocidura caudata* Miller, 1901

C. caudata 103 302 USNM	TL	KR	S	HF	OL	CBL	JB	IB	UKL	OZL	UZL	Alter	sex	Zahnbild
Miller (1901)	115	63	52	15(14)								jungad.	♀	
Miller (1912)	115	63	52	14		±18	6.4	4.0	10.2	8.2	7.6	juv.	♂	nicht angek.
	die letzten 13 mm des Schwanzes sind zusammengedrückt.													
Etikettinform.	122	74	48	15(14)									♀	
Maße v. A. Gardner			51.2	14	8.7									nach Photo mäßig angek.
	die letzten 15 mm des Schwanzes sind zusammengedrückt.													

die Hirnkapsel fehlt, der Unterkiefer vollständig erhalten ist; die Zähne sind mäßig abgekaut; erster einspitziger Zahn im Oberkiefer recht groß ausgebildet, die beiden nachfolgenden klein und etwas einander überlappend. Die Durchsicht einer großen Serie (n = 150) von *russula* aus Deutschland zeigte, daß die Größe der einspitzigen Zähne durchaus variabel sein kann; man sollte demnach dieses Merkmal nicht überbetonen. Bei der Bearbeitung von *C. whitakeri* in N-Afrika z. B. konnte das typische *whitakeri*-Merkmal — dritter einspitziger Zahn im Oberkiefer deutlich kleiner als der zweite — widerlegt werden (Vesmanis 1976 e). Der Protoconus des P^4 ist deutlich buccad in Richtung Parastyl verschoben; starke Einkerbung zwischen Protoconus und vorderem Cingulum incl. Hypoconus.

Maße des Holotypus *C. caudata*

Die Maße von *caudata* (Körpermaße nach Miller 1901; Schädelmaße von A. Gardner) sind in der Tabelle 2 dargestellt. Der metrische Unterschied zu *sicula* wird im Unterkiefer besonders deutlich: Condylar-Länge und Unterkiefer-Länge. Auch die Coronar-Höhe von 4.8 mm liegt über dem entsprechenden Wert (4.4 mm) von *sicula*. Das hohe Unterkiefer-Längenmaß läßt einen großen CBL-Wert erwarten, der durchaus weit über 18.0 mm (Miller 1912) liegen kann. In dem Korrelationsdiagramm CH:CL liegen *sicula* (schwarzer Kreis) und *caudata* (weißer Kreis) weit auseinander, letztere nahe dem $\bar{x}$ von *russula* und im Min.-Bereich von *leucodon* aus Italien und Jugoslawien.

Da der Protoconus des P^4 aufgrund seiner variablen Lage (vgl. Tab. 1) nicht zur eindeutigen Trennung von *russula* und *suaveolens/leucodon* führen kann, muß man andere Kriterien stärker berücksichtigen, wie z. B. Schädelgröße. Nach der Tab. 1 kann der Protoconus des P^4 von *russula* auf Sizilien bis zu 0.03 mm buccad verschoben sein. Der Holotypus *caudata* gehört zu diesem Beispiel. Da *caudata* in seinen Größenabmessungen gut in die Variationsspanne von *russula* paßt (vgl. Tab. 2), stelle ich den Holotypus *C. caudata* in die Synonomie von *C. russula*.

Morphometrische Untersuchungen an den Crociduren Siziliens

Materialliste, frühere Determinationen, Fundortkarte

Die Zahlen in Klammern hinter den Fundorten entsprechen denen der Karte; dieses Material wurde von mir für die hier vorliegende Untersuchung überprüft.

Sizilien: Ätna (2), 20. 9. 1962, ♀ (Schädel, Balg): CB 1. Misilmeri (3), 5. 4. 1953, 27. 4., 1. 5. 1955, 3 ♂♂, 2 sex? (6 Schädel, 6 Bälge): SMF 12718-9, publ. als *l. sicula*, 16975-6.

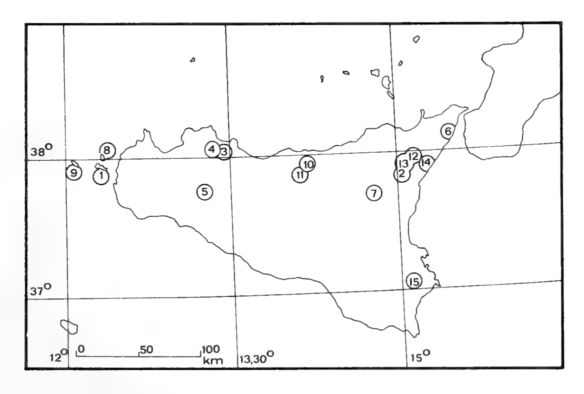


Abb. 3. Verteilung der überprüften *Crocidura*-Taxa auf Sizilien (Fundorte s. Materialliste).

Partinico (4), 8. 5. 1955, 5 (Schädel, Balg): SMF 16978. Ficuzza (5), 5. 6. 1955, 5 (Schädel, Balg): SMF 16980. Longi (6), 19., 28. 6. 1955, ♂, ♀ (2 Schädel, 2 Bälge): SMF 16981-2. Nicosia (7), 23. 6. 1957, sex? (Schädel, Balg): SMF 17919. Castelbuono, oberhalb der Stadt (10), 8. 6. 1957, ♀ (Schädel, Balg): SMF 17902. Piano degli Zucchi, bei Caselbuono (11), 11. 6. 1957, ♂ (Schädel, Balg): SMF 17903. Castel Mola (12), 23. 4. 1952, ♀ (Schädel, Balg): MAKB 53.148, Etikett: *l. sicula.* Alcantara (13), 17. 5. 1953, ♀ (Schädel, Balg): MAKB 53.150, Etikett: *l. sicula.* Bei Taormina (14), 22. 5. 1953, ♂ (Schädel, Balg): MAKB 53.151, Etikett: *l. sicula.* Ciane, Syrakus (15), 27. 4. 1953, ♀ (Schädel, Balg): MAKB 53.149, Etikett: *l. sicula* det. Hagen, *r. sicula* det. Richter.

C. suaveolens: Favignana (1), Marèttimo (9) und Lèvanzo (8), n = 9, Coll. Krapp und SMF. — *C. s. mimula:* S-Deutschland, n = 30 SKM. — *C. s. balcanica:* Jugoslawien, Griechenland, n = 44 SMF. — *C. suaveolens:* Italien, n = 4 (Neapel; Ischitella, Gargano; Javoliere di Puglia, Mt. Gargano; Peschici, Mt. Gargano) MAKB, (Calliano, Trento) SMF. — *C. leucodon:* Italien, n = 7 (Cima di Valsolda; Porlezza, Provinz Como; Gorduno, Ticino; Loppio, Trentino) SMF. — *C. l.:* Jugoslawien, n = 27 (Kroatien) SMF. — *C. r. ichnusae:* Sardinien, n = 44 SMF. — *C. r. yebalensis:* Tunesien, n = 79 CB, SMF.

Morphologische Darstellungen der Taxa Siziliens

Zur morphologischen Darstellung wurden zunächst die Stücke von Castel Mola (MAKB 53.148), Ciane (MAKB 53.149), den Inseln Favignana (CKB 33/68 und 26/68) und Lèvanzo (CKB 94/67) herangezogen. Vergleicht man den P^4 bezüglich der Lage des Protoconus der beiden Stücke aus Sizilien, so kann man sagen, daß er die vordere Innenkante des Zahnes bildet. Bei dem Stück aus Ciane ist das vordere Cingulum am Hypoconus kaum ausgebildet, während bei dem Stück aus Castel Mola der Hypoconus mit dem vorderen und hinteren Cingulum verwachsen ist. Die Rinne zwischen Proto- und Hypoconus verläuft bei beiden Stücken in Richtung Metastyl. Der Protoconus ragt bei dem Stück aus Ciane tief in den Zahn hinein, der zwischen Proto- und Hypoconus ein wenig eingebuchtet ist. Auffallend ist der kleine M^3 des Stückes von Ciane. Beide Stücke weisen also nach dem P^4 (vgl. Richter 1970) deutlich auf *russula* hin. Metrisch jedoch sind sie weit voneinander getrennt (vgl. Tab. 2). Nach der Größe bezeichne ich das Stück aus Castel Mola als *C. russula,* aufgrund der guten metrischen Übereinstimmung mit dem Typus *sicula* das Stück aus Ciane als *C. sicula.*

Das würde bedeuten, daß wir auf Sizilien zunächst zwei Taxa — *C. russula* (CBL, $\bar{x}$ = 18.8 mm) und *C. sicula* (CBL um 17.5 mm) — haben. Beide, *sicula* und *russula* zeigen eine Variation bezüglich der Lage des Protoconus vom P^4. Man kann sie zunächst nur anhand der verschiedenen Größe unterscheiden. Bei den untersuchten *russula* von Sizilien (Tab. 1) war der Protoconus bei 11,8 % buccad verschoben, die restlichen Tiere entsprachen dem Exemplar aus Castel Mola.

Es drängte sich nun die Frage auf, ob auch bei *suaveolens* (nach Richter 1970 ist hier der Protoconus des P^4 buccad verschoben) eine Variation der Lage des Protoconus zu finden ist. Eine Nachuntersuchung des *Crocidura*-Materials von Krapp (1969) von den ägadischen Inseln Favignana, Lèvanzo und Marèttimo bot sich an. Aufgrund der Größe wurden alle Tiere als *suaveolens* determiniert. Interessant waren die beiden Tiere 26/68 und 33/68 von der Insel Favignana. Während das *suaveolens*-Exemplar 26/68 den typischen *russula*-Zahn (P^4) zeigt, finden wir bei dem anderen (33/68) den buccad verschobenen Protoconus, also *suaveolens.* Betrachten wird dazu noch das Exemplar 94/67 von der Insel Lèvanzo, so erkennen wir, daß bei ihm der Protoconus des P^4 bezüglich der Lage zwischen den Stücken von Favignana liegt. Hiermit wäre nachgewiesen, daß auch bei *suaveolens* der Protoconus des P^4 in seiner Lage variieren kann.

Da also eine Bestimmung der Taxa auf Sizilien nach dem P^4 sehr schwierig ist, wurden die Unterkiefer genauer in ihrer Morphologie untersucht. Die Seitenansichten

der Unterkiefer bieten, abgesehen von Größenunterschieden, wenig sichere Unterscheidungskriterien.

Chaline et al. (1974) fanden eine gute Unterscheidung der verschiedenen *Crocidura*-Taxa an der Gestaltung des Condylus mandibulae (vgl. Abb. 4). Bei dem Exemplar aus Castel Mola ist die dorsale Facette des Proc. articularis breit ausgebildet und läuft fast ohne Einbuchtung in die ventrale Facette des Proc. articularis über. Errichtet man über der Basis des Condylus mandibulae, von der ventralen Facette des Proc. artic. ausgehend, eine Senkrechte, so erkennt man, daß im Gegensatz zu dem *sicula*-Exemplar (Abb. 4), die dorsale Facette des Proc. artic. des *russula*-Exemplares (Abb. 4a) sehr weit nach dorsal geneigt ist (fast diagonal). Mit der unterschiedlichen Gestaltung des Condylus kann man auf Sizilien *russula* und *sicula* gut unterscheiden. Die *suaveolens*-Exemplare von Favignana (unterschiedlicher P^4) sind nach dem Condylus mandibulae einheitlich. Im Gegensatz zu *sicula* weisen ihre Condyli eine kleinere Basis auf und sind in der dorsalen Facette des Proc. artic.

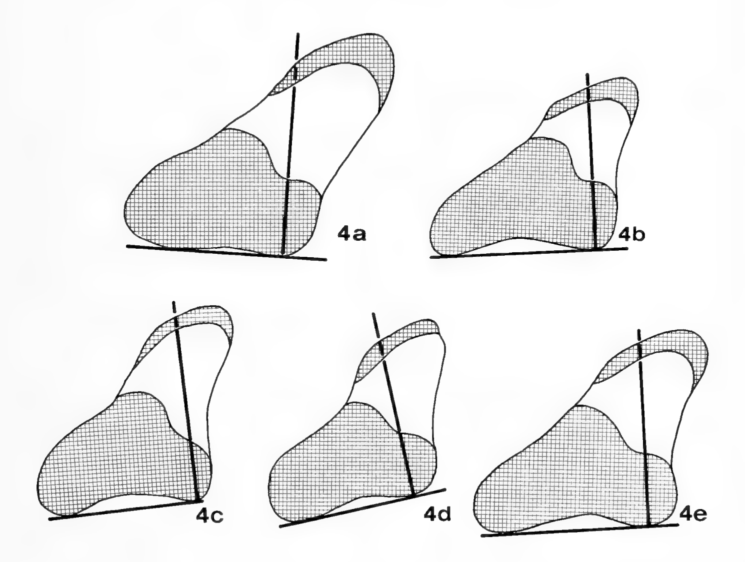


Abb. 4. Form-Unterschiede am Condylus mandibulae. a = *C. russula,* Castel Mola MAKB 53.148; b = *C. sicula,* Ciane MAKB 53.149; c = *C. suaveolens,* Favignana CKB 33/68; d = *C. suaveolens,* Favignana CKB 26/68; e = *C. suaveolens,* Lèvanzo CKB 94/67

nicht so stark ausgebildet. Der Condylus des *suaveolens*-Exemplares von Lèvanzo gleicht in der Gestaltung dem der Tiere von Favignana; er ist lediglich etwas größer.

Häufig wird auch eine Unterscheidung von *Crocidura*-Arten aufgrund der Gestaltung der einspitzigen Zähne im Oberkiefer herbeigeführt (Cabrera 1932; Heim de Balsac 1968). Die drei Taxa von Sizilien, *russula, sicula* und *suaveolens* können dies nicht einwandfrei bestätigen; zwar sind die einspitzigen Zähne in ihrer Gesamtheit bei *russula* etwas länger als bei *sicula,* doch erscheint mir dieser Unterschied für eine exakte Trennung zu gering.

Eine bessere Unterscheidungsmöglichkeit von *russula* und *sicula* bietet die Seitenansicht des Rostrums (Abb. 5–9). Während bei *russula* die Rostrum-Höhe 62 % der Rostrum-Länge beträgt, liegt dieses Verhältnis bei *sicula* nur bei 55 %; die *suaveolens*-Stücke von den Inseln Favignana und Lèvanzo (Abb. 7–9) sind morphologisch am Rostrum nicht zu unterscheiden und stimmen in ihrer Gestaltung mit *russula* überein.

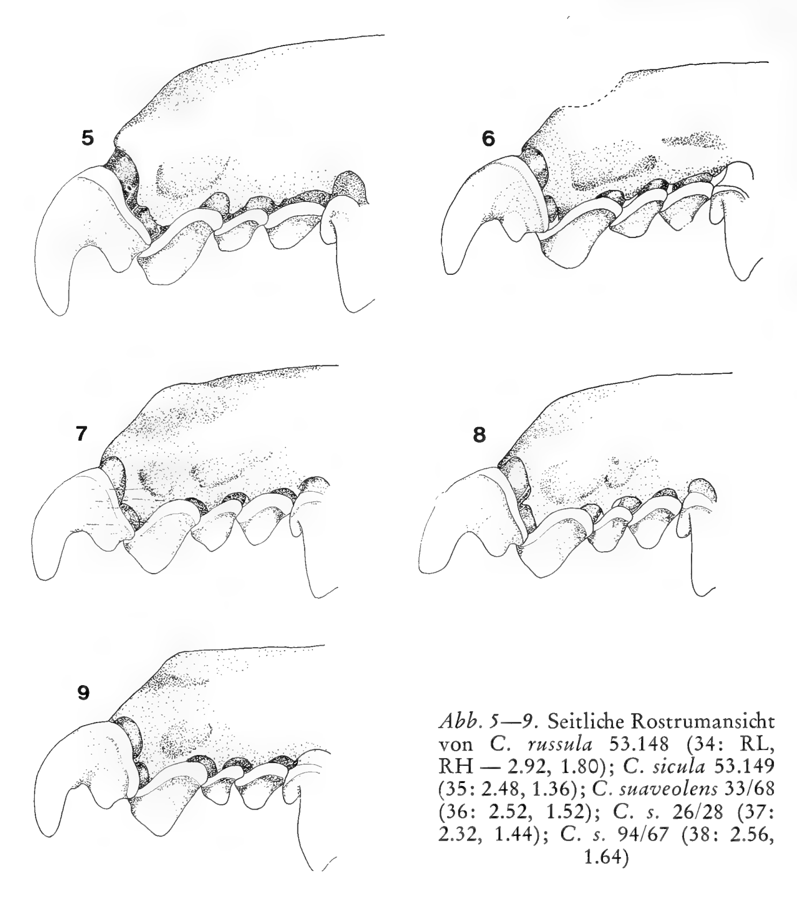


Abb. 5—9. Seitliche Rostrumansicht von *C. russula* 53.148 (34: RL, RH — 2.92, 1.80); *C. sicula* 53.149 (35: 2.48, 1.36); *C. suaveolens* 33/68 (36: 2.52, 1.52); *C. s.* 26/28 (37: 2.32, 1.44); *C. s.* 94/67 (38: 2.56, 1.64)

Metrische Unterscheidungen der *Crocidura*-Taxa Siziliens

Betrachtet man das Diagramm SKB und JB:CBL, so kann man zunächst zwei Gruppen unterscheiden:
1. Tiere, die mit der CBL erst bei 17.6 beginnen und bis 20.3 mm reichen und
2. Tiere, die mit der CBL bei 15.3 beginnen und bis 17.8 mm hinauf reichen.
Die *russula*-Population aus Sizilien liegt mit $\bar{x}$ CBL = 18.82 innerhalb der Populationen von *r. ichnusae,* Sardinien und *r. yebalensis,* Tunesien. Abb. 10 zeigt, daß eine Abgrenzung der sizilianischen *russula* von anderen *russula*-Serien nicht möglich ist und somit eine Darstellung als eine besondere Inselrasse nicht rechtfertigt. *C. leucodon* aus Jugoslawien und Italien reichen weit in die Werte von *russula* hinein. Während es bei der Joch-Breite zwischen dem Maximum von *suaveolens balcanica* und dem Minimum von *r. yebalensis* zur geringen Überschneidung kommt, bringt die Schädelkapsel-Breite eine möglich Trennung. Deutlich ist der metrische Unterschied zwischen *sicula* und *russula* zu erkennen; *sicula* liegt im *suaveolens*-Größenbereich. In der SKB fällt sie in die Variation der Inseltiere von Favignana, hat jedoch einen weit höheren JB-Wert. Krapp (1969) bemerkt: „Schließlich unterscheidet sich die einzige Gartenspitzmaus von Marèttimo auffällig in allen Größenmaßen von den restlichen, während das einzige Stück von Lèvanzo in dieser Hinsicht nicht von denen von Favignana abweicht." Er schloß nicht aus, daß es auf Marèttima vielleicht

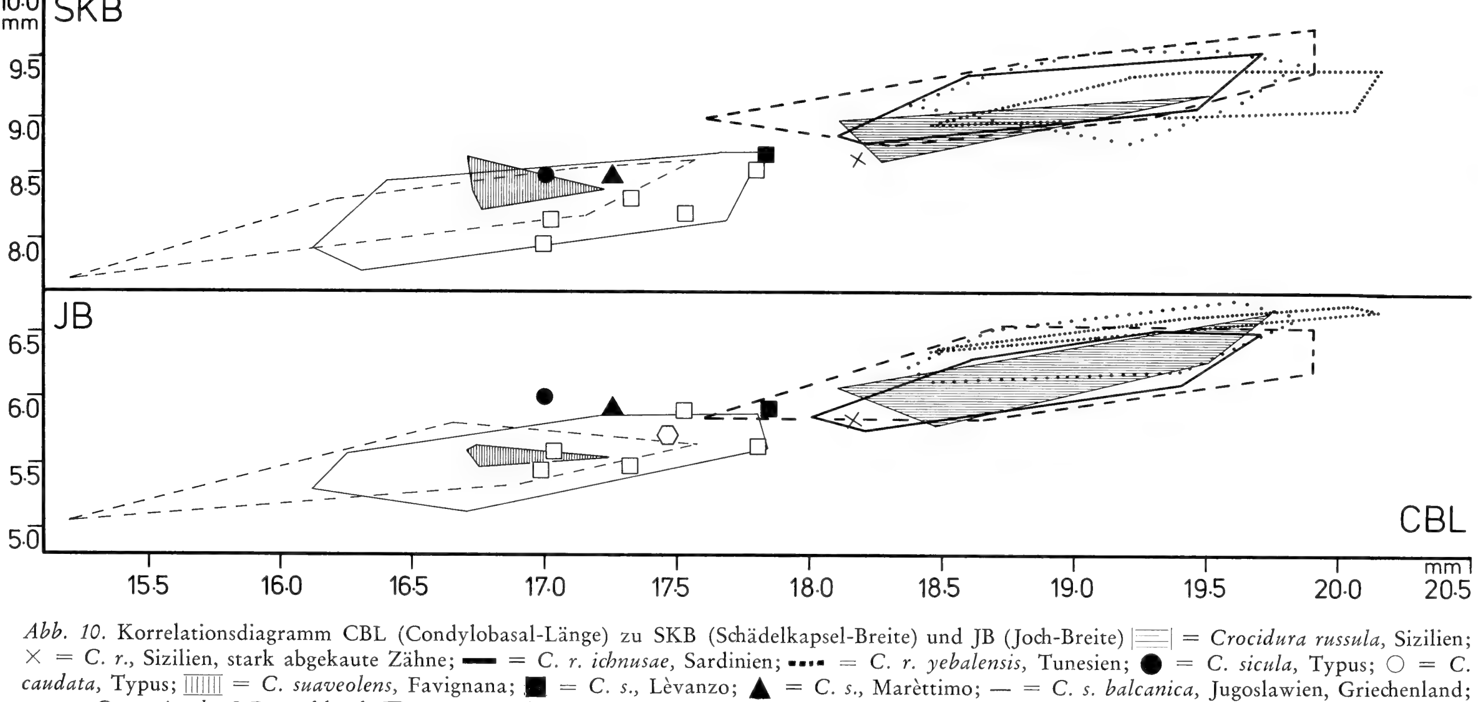


Abb. 10. Korrelationsdiagramm CBL (Condylobasal-Länge) zu SKB (Schädelkapsel-Breite) und JB (Joch-Breite) [horizontal hatching] = *Crocidura russula*, Sizilien; × = *C. r.*, Sizilien, stark abgekaute Zähne; ▬ = *C. r. ichnusae*, Sardinien; ▪▪▪▪ = *C. r. yebalensis*, Tunesien; ● = *C. sicula*, Typus; ○ = *C. caudata*, Typus; [vertical hatching] = *C. suaveolens*, Favignana; ■ = *C. s.*, Lèvanzo; ▲ = *C. s.*, Marèttimo; — = *C. s. balcanica*, Jugoslawien, Griechenland; - - - = *C. s. mimula*, S-Deutschland; □ = *C. s.*, Italien; ..... = *C. leucodon*, Italien; . . . = *C. l.*, Jugoslawien; ⬡ = *C. sicula*, Ciane MAKB 53.149

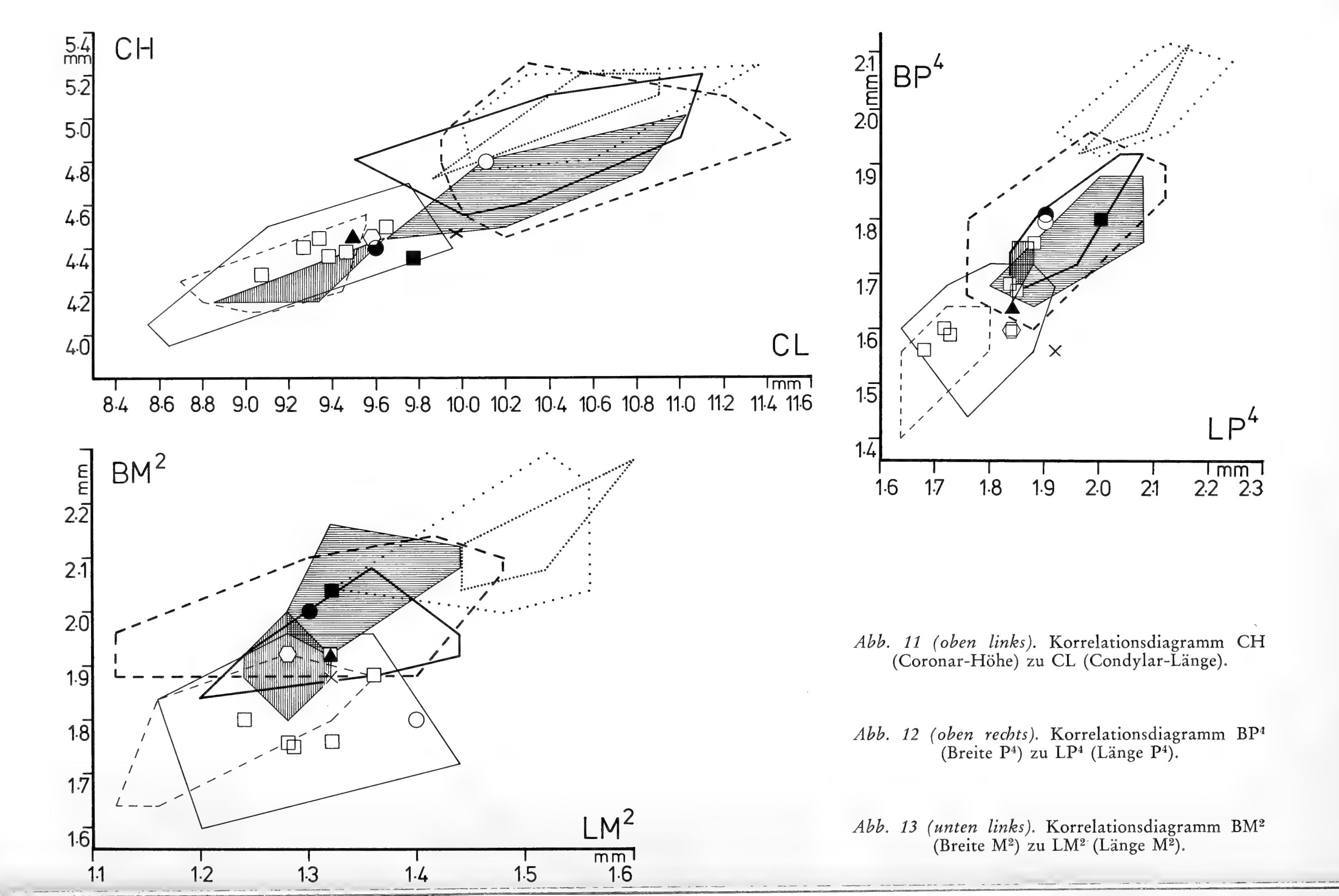


Abb. 11 (oben links). Korrelationsdiagramm CH (Coronar-Höhe) zu CL (Condylar-Länge).

Abb. 12 (oben rechts). Korrelationsdiagramm BP^4 (Breite P^4) zu LP^4 (Länge P^4).

Abb. 13 (unten links). Korrelationsdiagramm BM^2 (Breite M^2) zu LM^2 (Länge M^2).

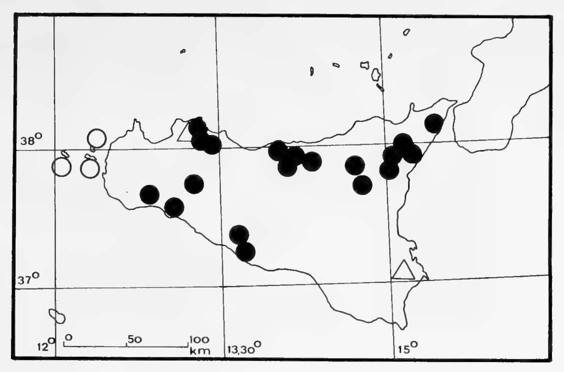


Abb. 14. Verbreitung (ergänzt nach Literaturangaben) von *Crocidura* auf Sizilien: ● = *C. russula;* △ = *C. sicula;* ○ = *C. suaveolens*

eine eigene Inselrasse gibt. Vergleicht man die Tabelle von Krapp (1969: 345) mit meinen eigenen Messungen (Tab. 2), so fallen erhebliche Unterschiede bei den einzelnen Meßwerten auf. Nach meinen Angaben fällt das Stück von Marèttimo, das ein sehr abgekautes Zahnbild zeigt, gut in die Variation der Tiere von Favignana, während das Stück aus Lèvanzo im Maximum von *s. balcania* liegt.

Eine Korrelation von Coronar-Höhe : Condylar-Länge bringt auch keine Trennung von *russula*-Serien von Sizilien, Tunesien und Sardinien. Auffallend ist, daß *leucodon* hier im Variationsbereich von *russula* liegt. Von dem beschädigten Schädel des Holotypus *caudata* konnte Gardner die CH- und CL-Maße nehmen. Deutlich liegt *caudata* im Gegensatz zu *sicula* im Variationsbereich von *russula.* Dies bestätigt meine Auffassung, *caudata* in die Synonomie von *russula* zu stellen. Bezüglich des CL-Wertes liegt das *suaveolens*-Exemplar von Lèvanzo im Min.-Bereich von *russula* aus Sizilien.

Während Kahmann und Vesmanis (1974) eine gute

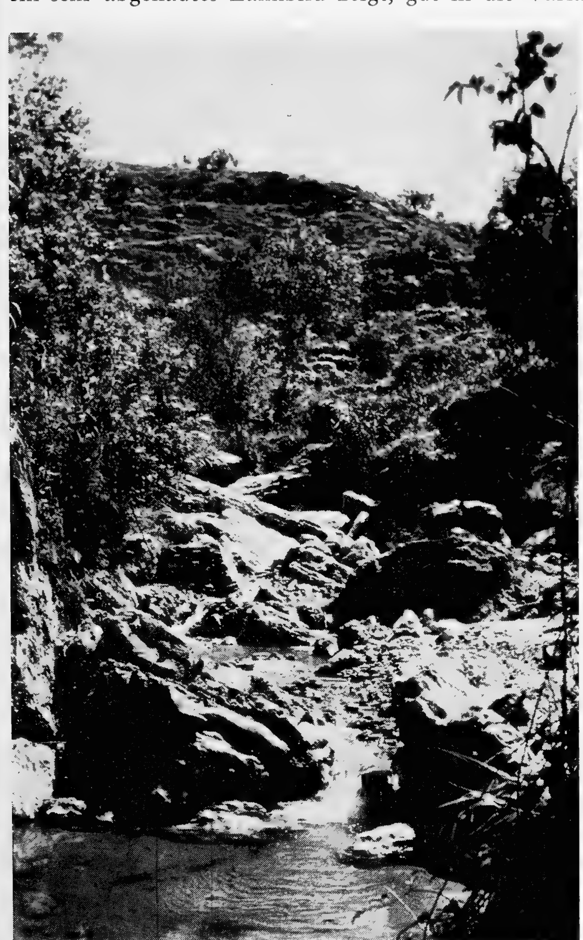


Abb. 15. Biotop von *C. russula.* Misilmeri (Palermo) 1954. (Aufn. Dr. K. Klemmer, Senck. Mus. Frankfurt)

Trennung von *Crocidura*-Taxa am Längen- und Breitenmaß des P[4] fanden, kann man die drei auf Sizilien vorkommenden Taxa danach nicht trennen. *C. sicula* und *caudata* zeigen die gleichen Werte und liegen am Rande der Variation der *russula*-Exemplare. *C. suaveolens* aus Favignana und Marèttimo drängen sich im Min.-Bereich, *suaveolens* von Lèvanzo nahe dem $\bar{x}$-Wert der *russula*-Serien. Recht gut kann man allerdings *leucodon* und *russula* nach den P[4]-Werten trennen. Daß diese Maße abkauungsbedingt sind, zeigt eine *russula* aus Sizilien (x), das weit unterhalb der Variation der übrigen Tiere liegt.

Daß eine Trennung der Taxa am Längen- und Breitenmaß des M[2] nur schwer möglich ist, zeigt die Abb. 13. Die Überlappung der Serien, bedingt durch die hohe Variationsspanne des LM[2]-Wertes ist sehr groß. Eine Entscheidung, ob *russula, leucodon* oder *suaveolens* wird in den Min./Max.-Bereichen der sich überschneidenden Serien unmöglich gemacht.

Man kann die drei Taxa *C. suaveolens* (Favignana, Lèvanzo, Marèttimo), *C. russula* und *C. sicula* neben morphologischen Kriterien (z. B.: Gestaltung des Condylus mandibulae) gut anhand der beiden Diagramme Schädelkapsel-Breite und Joch-Breite zu Condylobasal-Länge und Coronar-Höhe zur Coronar-Länge unterscheiden.

Danksagungen

Für Literaturhilfe, Untersuchungsmaterial und Diskussion habe ich Herrn Prof. Dr. E. von Lehmann und Dr. F. Krapp, Bonn, Prof. Dr. H. Heim de Balsac, Paris, Dr. Th. Haltenorth, München, Dr. D. Kock und Dr. H. Felten, Frankfurt, Dr. E. L. Cockrum und Dr. T. Vaughan (Arizona) zu danken. Ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. A. Gardner, Washington, der mir sehr wertvolle Informationen über den Typus von *sicula* und *caudata* gab. Herrn Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Zusammenfassung

Die Typusexemplare von *C. sicula* und *C. caudata* werden morphometrisch untersucht und mit großen Serien von *C. russula* aus Sizilien, Sardinien, Tunesien und *suaveolens* von den ägadischen Inseln, Italien, Jugoslawien, Griechenland, S-Deutschland verglichen. Während *caudata* in die Synonomie von *russula* gestellt wird, wird *sicula* als Art hervorgehoben, die in ihren Abmessungen zwischen *russula* (Sizilien) und *suaveolens* (Favignana, Lèvanzo, Marèttimo) steht.

Summary

Studies on the genus Crocidura from Sicily (Mammalia: Insectivora)

Morphometrical studies on the types *C. sicula* and *C. caudata,* compared with *russula* from Sicily, Sardinia, Tunisia und *suaveolens* from the Islands of Egadi, Italy, Jugoslavia, Greece, S-Germany showed that *sicula* is a good species, standing between *russula* (Sicily) and *suaveolens* (Favignana, Lèvanzo, Marèttimo). *C. caudata* is a synonym of *russula.*

Literatur

Cabrera, A. (1932): Los mamiferos de Marruecos. Trab. Mus. nac. Cienc. nat. Madrid (Zool.) **57**, 399—400.

Chaline, J.; Baudvin, H.; Jammot, D.; Saint Girons, M.-Ch. (1974): Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement). Paris.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1966): Checklist of Palearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2. Ed. London.

Gulino, G. (1939): Note di Mammalogia: Gli Insettivori Italiani. Bol. Mus. Zool. Anat. comp. Torino **47**, 131—155.

Hagen, B. (1954): Zur Kleinsäugerfauna Siziliens. Bonn. zool. Beitr. **5**, 1—15.

Heim de Balsac, H. (1968): Les Soricides dans le milieu désertique saharien. Bonn. zool. Beitr. **19**, 181—188.

KAHMANN, H.; EINLECHNER, J. (1959): Bionomische Untersuchungen an der Spitzmaus *(Crocidura)* der Insel Sardinien. Zool. Anz., Leipzig, **162,** 63—83.
KAHMANN, H.; KAHMANN, E. (1954): La musaraigne de Corse. Mammalia, Paris, **18,** 129—158.
KAHMANN, H.; VESMANIS, I. (1974): Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen *(Crocidura)* 1. Die Gartenspitzmaus *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) auf Menorca. Säugetierkdl. Mitt. **22,** 313—324.
— (1976): Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen *(Crocidura)* 2. Zur weiteren Kenntnis von *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) auf der Insel Kreta (im Druck).
KLEMMER, K.; KRAMPITZ, H. E. (1954): Zur Kenntnis der Säugetierfauna Siziliens. Senck. biol. **35,** 121—135.
KRAPP, F. (1969): Terrestrische Kleinsäugetiere von den ägadischen Inseln (Mammalia: Insectivora, Rodentia) (Provinz Trapani, Sizilien). Mem. Mus. Civ. St. nat., Verona, **17,** 331—347.
LATTIN DE, G. (1967): Grundriß der Zoogeographie, Stuttgart.
LEHMANN, E. VON (1969): Eine neue Säugetieraufsammlung aus der Türkei im Museum Koenig (Kumerloeve-Reise 1968). Zool. Beitr. Berlin (NF) **15,** 299—327.
MAYR, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin.
— (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg und Berlin.
MILLER, G. S. (1901): Five new shrews from Europe. Proc. biol. Soc. Wash. **14,** 41—45.
— (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia). Brit. Mus. Nat. Hist., London. 1 repr. 1966.
MÜLLER, P. (1974): Aspects of Zoogeography. Den Haag.
NIETHAMMER, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. Bonn. zool. Beitr. **13,** 1—49.
RICHTER, H. (1970): Zur Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Zool. Abh. staatl. Mus. Tierkde. Dresden **31,** 293—304.
RIDGWAY, R. (1912): Color standards and color nomenclature. Wash., 1—43.
TOSCHI, A.; LANZA, B. (1959): Mammalia: Generalità — Insectivora — Chiroptera. Fauna d'Italia IV Bologna.
TROUESSART, E.-L. (1904): Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Suppl.
— (1910): Faune des mammifères d'Europe. Berlin.
VESMANIS, I. (1975): Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen, 1. Die *Crocidura russula*-Gruppe (Mammalia: Insectivora). Senck. biol. **56,** 1—19.
— (1976 a): Morphometrische Untersuchungen an algerischen Wimperspitzmäusen, 2. Die *Crocidura suaveolens*-Gruppe (Mammalia: Insectivora). Z. Säugetierkunde **41,** 216—225.
— (1976 b): Zur Identität des Typus-Exemplares von *Crocidura corsicana* Raynaud, Heim de Balsac, 1940 im Vergleich zu *Crocidura cyrnensis* Miller, 1907 (im Druck).
— (1976 c): Morphometrische Untersuchungen an sardischen Wimperspitzmäusen (Insectivora: *Crocidura* (im Druck).
— (1976 d): Zur Identität einer Wimperspitzmaus (Mammalia: Insectivora: *Crocidura*) der Sammlung LATASTE aus Tunesien (im Druck).
— (1976 e): Vergleichend morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen (Mammalia: Insectivora: *Crocidura*) aus Jugoslawien. 1. *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) (im Druck).
— (1976 f): Zur weiteren Kenntnis von *Crocidura whitakeri* De Winton, 1897 (Mammalia: Insectivora: *Crocidura).* Bonn. zool. Beitr. **27,** 1—6.
VESMANIS, I.; KAHMANN, H. (1976): Morphometrische Untersuchungen an Wimperspitzmäusen *(Crocidura)* 3. Ein Vorkommen der Gartenspitzmaus *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) in der Provinz Salamanca, Spanien. Säugetierkdl. Mitt. **24,** 19—25.
WETTSTEIN-WESTERSHEIM, O. (1925): Beiträge zur Säugetierkunde Europas I. Arch. Naturgesch. (A) **91,** 139—163.

Anschrift des Verfassers: INDULIS VESMANIS, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-6000 Frankfurt am Main

Zur Verbreitung einiger Kleinsäuger auf Kreta

Von H. Pieper

Eingang des Ms. 20. 11. 1975

In den Jahren 1973–75 habe ich an 15 Lokalitäten auf der Insel Gewölle von Schleiereulen *(Tyto alba)* gesammelt. Sie enthielten die Reste von insgesamt 12 842 Kleinsäuger-Individuen. Bearbeitungen der Chiropteren, der Gattung *Crocidura* und eine zoogeographische Gesamtanalyse werden gesondert in ausführlicher Form erfolgen. An dieser Stelle wird auf *Suncus etruscus, Glis glis* und *Oryctolagus cuniculus* eingegangen, ferner auf *Rattus norvegicus,* der zwar in den Gewöllen nicht vertreten war, für den aber neue Fundorte vorliegen. Die genannten Arten waren an den einzelnen Sammelstellen (Abb. 1) wie folgt vertreten (Tab.):

		Suncus	%	*Glis*	*Oryctolagus*
Ag. Pnevma	4 717	230	4,9		2
Topolia	2 305	85	3,7	9	
Skotino	1 852	63	3,4		1
Ano Viannos	1 236	42	3,4		2
Sarchos	944	18	1,9	1	
Kato Metochi	649	2	0,3		
Platania	416	8	1,9	7	
Aloni	412	28	6,8		
Paläochora	128	8	6,3		
Strovles	94	2	2,1		
Ag. Titos	33	3	9,1		1
Axos	29	1	3,4		
Melidoni	13	1	7,7		
Almiros	13				
Milatos	1				
	12 842	491	3,8	17	6

Suncus etruscus

Die Etruskerspitzmaus war von Kreta bislang nur durch den von Spitzenberger (1970) publizierten Gewöllfund bei Kolimvari bekannt. Wie die Durchsicht umfangreichen Materials nun erweist, ist das Tier über die gesamte Insel verbreitet und durchaus nicht selten.

Glis glis

Das Vorkommen des Siebenschläfers auf Kreta wurde von Siewert im Herbst 1942 entdeckt. Zusätzlich zu der Beschreibung von Zimmermann (1953) als n. ssp. *argenteus* gab er in der gleichen Arbeit eine ausführliche Darstellung von Ökologie und Lebensweise. Es lagen 10 Exemplare vor, die sämtlich aus dem Gebiet der Samariaschlucht stammten. Da W-Kreta am niederschlagsreichsten ist, lag es nahe zu vermuten, daß *Glis* in seiner Verbreitung auf die Weißen Berge und ihre nähere Umgebung beschränkt sein könnte. Dies trifft jedoch nicht zu: zwar wurde der Zweitnachweis bei Topolia durch *Tyto*gewölle (leg. Martens und Pieper, März 1965)

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 274—277

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

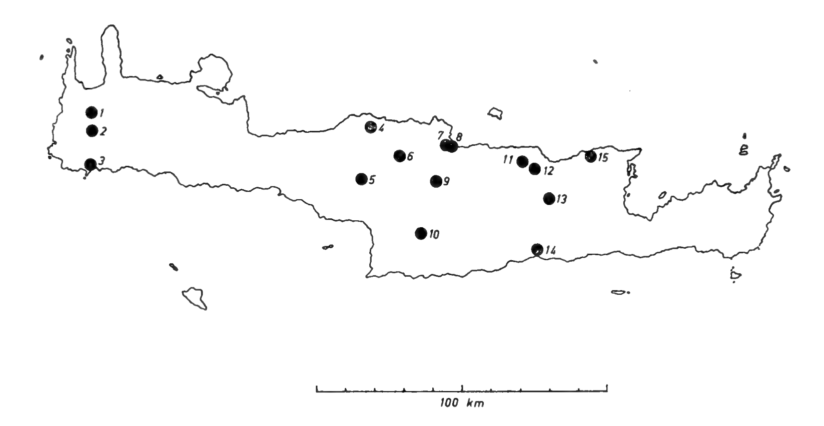


Abb. 1. Karte der Sammelplätze von *Tyto alba*-Gewöllen (1 = Topolia, 2 = Strovles, 3 = Paläochora, 4 = Melidoni, 5 = Platania, 6 = Axos, 7 = Aloni, 8 = Almiros, 9 = Sarchos, 10 = Ag. Titos, 11 = Skotino, 12 = Ag. Pnevma, 13 = Kato Metochi, 14 = Ano Viannos, 15 = Milatos)

erbracht und dort durch die neuen Aufsammlungen wiederum bestätigt, doch die beiden anderen oben aufgeführten Fundorte liegen an den Hängen des mittelkretischen Ida-Gebirges. Ferner konnte ich das (möglicherweise subfossile) Vorkommen bei Gerani westlich von Rethimnon feststellen. (Dieses Material wurde mir durch Herrn Dr. P. Y. Sondaar, Utrecht, dankenswerterweise zugänglich gemacht.)

Schließlich fand ich zu meiner großen Überraschung am 18. 9. 1974 in unmittelbarer Nähe des Schlupfloches auf der Lassithi-Hochebene bei Kato Metochi am Fuße einer hohen Felswand einen jungen (noch blinden) lebenden Siebenschläfer. Schleiereulen-Gewölle von dort (Tab.) enthielten keine Reste von *Glis*. Es ergibt sich somit vorläufig das in Abb. 2 dargestellte Verbreitungsbild.

Wie J. Niethammer (1962) schrieb, erschien ihm bis zum endgültigen Nachweis durch den Gewöllfund die Vegetation von Korfu für den Siebenschläfer ungeeignet. Auch Zimmermann (l. c.) hebt das Vorkommen auf Kreta als etwas Besonderes

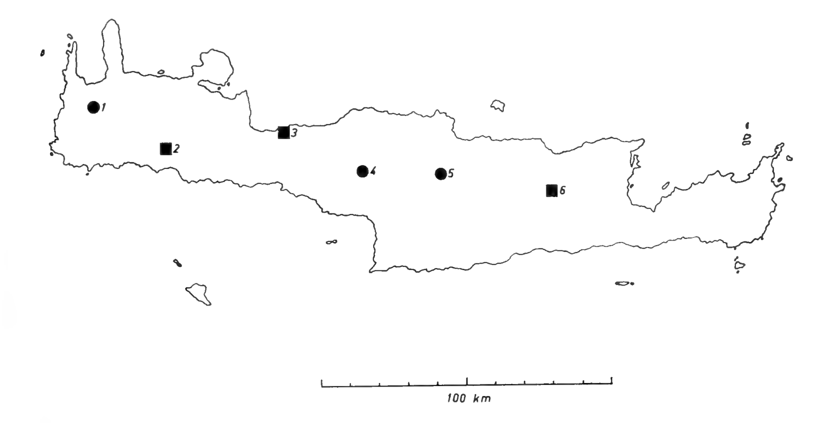


Abb. 2. Verbreitung von *Glis glis* auf Kreta: Kreise stellen Gewöllfunde dar, Quadrate sonstige Nachweise (1 = Topolia, 2 = Samariaschlucht, 3 = Gerani, 4 = Platania, 5 = Sarchos, 6 = Lassithi-Hochebene)

hervor, als „ein lebendes Zeugnis für den früheren Waldreichtum der Insel". Abb. 3 zeigt die Umgebung des Fundortes auf der Lassithi-Hochebene und verdeutlicht, daß das Tier auch auf Kreta in völlig waldfreien Gebieten zu überdauern vermochte.

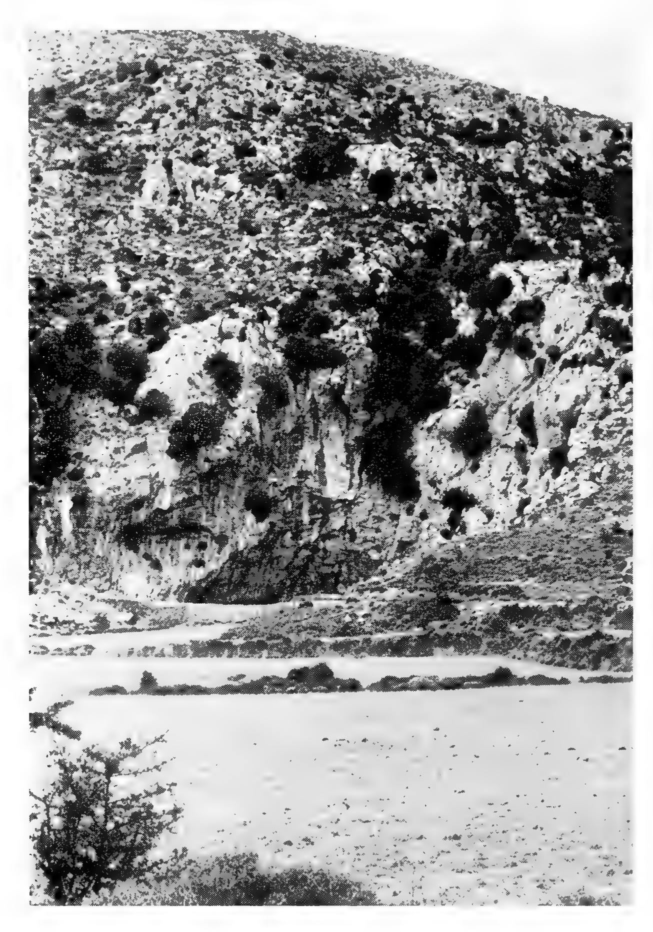


Abb. 3. Fundort des Siebenschläfers auf der Lassithi-Hochebene (jenseits der Mauer am Fuß der Felswand)

Die Bemerkung von KAHMANN und FRISCH (1955), wonach der Siebenschläfer in Schleiereulen-Gewöllen fehle, einerseits, weil er zu groß und wehrhaft sei, andererseits sein Lebensraum nicht zum Jagdgebiet der Eule gehöre, trifft in dieser generalisierten Form nicht zu.

Oryctolagus cuniculus

Der Name der von BATE 1905 beschriebenen Subspecies *cnossius* ist irreführend; denn terra typica ist die Insel Dia nördlich von Iraklion. Nach ZIMMERMANN (l. c.) kommen Wildkaninchen auf Kreta selbst nicht vor. Neben dem von diesem Autor erwähnten Fund auf der Insel Ag. Theodori bei Chania nennt G. NIETHAMMER (1966) noch die Insel Elasa im Osten von Kreta.

Nach meinen Tagebuchnotizen sahen meine Begleiter C. P. HERRN (Marbach) und Prof. Dr. MARTENS (Mainz) am 28. 3. 1965 je ein Kaninchen bei Knossos. Ob das

Vorkommen auf Kreta von neuen Einbürgerungen nach dem Kriege herrührt oder ob es bislang übersehen wurde, vermag ich nicht zu beurteilen. Jedenfalls sind Kaninchen, wie die Gewöllfunde zeigen, in Kreta offenbar weiter verbreitet. Als Beute der Schleiereule kommen sie begreiflicherweise weniger in Betracht (siehe auch die Zusammenstellung von SCHMIDT 1973).

Rattus norvegicus

Die Art wurde nur durch ZIMMERMANN (1953) von Iraklion genannt. Im März 1965 kamen Totfunde durch MARTENS und PIEPER in Chania sowie im April 1975 in Rethimnon (hier konnte ich ferner beobachten, wie eine junge Wanderratte von Einheimischen erschlagen wurde) hinzu. Alle angeführten Fundorte betreffen Hafenstädte; Belegmaterial liegt mir von Kreta nicht vor. Am Rande erwähnt seien unveröffentlichte Nachweise von den Inseln Karpathos (leg. POLEMIKOS), Rhodos und Kos (leg. PIEPER).

Zusammenfassung

Durch Analyse von Schleiereulen-Gewöllen wurden neue Daten zur Verbreitung von *Suncus etruscus*, *Glis glis* und *Oryctolagus cuniculus* ermittelt. Ferner werden Funde von *Rattus norvegicus* mitgeteilt.

Summary

Distribution of some small mammals in Crete

Analysis of barn owl pellets revealed new data on the distribution of *Suncus etruscus*, *Glis glis* and *Oryctolagus cuniculus*. Additionally provided are findings of *Rattus norvegicus*.

Literatur

BATE, D. M. A. (1905): On the mammals of Crete. Proc. Zool. Soc. London 1905, 315 bis 323.

KAHMANN, H.; FRISCH, O. v. (1955): Die Schlafmäuse *(Glirinae)* auf der Insel Korsika. Zool. Anz. **155**, 11—20.

NIETHAMMER, G. (1966): Zur Vogelwelt Kretas nach Winterbeobachtungen. Anz. Orn. Ges. Bayern **7** (Sonderheft), 726—732.

NIETHAMMER, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. Bonner zool. Beitr. **13**, 1—49.

SCHMIDT, E. (1973): Die Nahrung der Schleiereule *(Tyto alba)* in Europa. Z. angew. Zool. **60**, 43–70.

SPITZENBERGER, F. (1970): Erstnachweise der Wimperspitzmaus *(Suncus etruscus)* für Kreta und Kleinasien und die Verbreitung der Art im südwestasiatischen Raum. Z. Säugetierkunde **35**, 107—113.

ZIMMERMANN, K., et al. (1953): Die Wildsäuger von Kreta. Z. Säugetierkunde **17**, 1—72.

Anschrift des Verfassers: Dr. HARALD PIEPER, Geol.-Paläont. Institut und Museum, Olshausenstraße 40—60, D-2300 Kiel

Regionale Unterschiede in der Schädelgröße von *Sicurus vulgaris fuscoater* Altum, 1876[1]

Von H. Wiltafsky

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln,
Lehrstuhl für Experimentelle Morphologie

Eingang des Ms. 31. 10. 1975

Einleitung

Werden die Schädelgrößen der verschiedenen Unterarten von *Sciurus vulgaris* miteinander verglichen, so ergeben sich erhebliche Größenunterschiede. Selbst Unterarten, deren Verbreitungsareale aneinandergrenzen, machen diesbezüglich keine Ausnahmen. Auffällig ist außerdem, daß die Schädelgröße im Gesamtareal der Art von Süden nach Norden hin abnimmt. Die Unterarten mit den größten Schädeln treten am Südrand des Areals auf, diejenigen mit den kleinsten am Nordrand. Dazwischen existieren Unterarten mittlerer Schädelgrößen (Abb. 1).

Für Italien stellt Cavazza (1913) an Hand des Vergleichs von vier Populationen ebenfalls eine von Süden nach Norden fortschreitende Größenabnahme fest. Besonders bemerkenswert erscheint, daß zwei von diesen vier Populationen nach den Angaben von Sidorowicz (1971) der Unterart *Sc. v. italicus* zuzuordnen sind, während jeweils eine *Sc. v. fuscoater* und *Sc. v. meridionalis* entspricht. Demnach treten innerhalb der Unterart *Sc. v. italicus* klare Größenunterschiede auf, die zusammen mit den Werten von *Sc. v. fuscoater* und *Sc. v. meridionalis* einen Größengradienten ergeben. Damit stellt sich die Frage, ob die Schädelgröße ganz allgemein innerhalb der Unterarten von *Sc. vulgaris* klinal variiert.

Das Auftreten der Unterarten mit den größten Schädeln am Südrand des Areals und derjenigen mit den kleinsten Schädeln am Nordrand steht im Gegensatz zu der Bergmannschen Regel. Allerdings bezieht sich diese Regel auf die Gesamtgröße der Tiere und nicht allein auf die Schädelgröße. Trotzdem stellt sich die Frage, ob die Schädelgröße bei *Sc. vulgaris* überhaupt als ein klimaabhängiges Merkmal anzusehen ist. Die folgende Untersuchung soll einen Beitrag zu diesem Problem liefern.

Material und Methode

Von folgenden Sammlungen wurde freundlicherweise Material zur Verfügung gestellt: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin; Naturhistorisches Museum, Bern; Museum A. Koenig, Bonn; Übersee-Museum, Bremen; Staatl. Museum für Tierkunde, Dresden; Natur-Museum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt; Biol. Institut I der Albert-Ludwig-Universität, Freiburg; Museum für Naturkunde, Freiburg; Museo di Storia Naturale „Giacomo Doria", Genua; Zool. Institut und Zool. Museum der Universität, Hamburg; Niedersächsisches Landesmuseum, Hannover; Institut für Haustierkunde der Universität, Kiel; Zool. Institut der Universität, Köln; Universitetets Zoologiske Museum, Kopenhagen; Zool. Sammlung des Bayerischen Staates, München; Landesmuseum für Naturkunde, Münster; Privatsammlung Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn; Museum National d'Histoire Naturelle, Paris; Národné Muzeum, Prag; Museum Stavanger, Stavangar; Naturhistorika

[1] Unterstützt mit Mitteln der VW-Stiftung.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 278—285

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

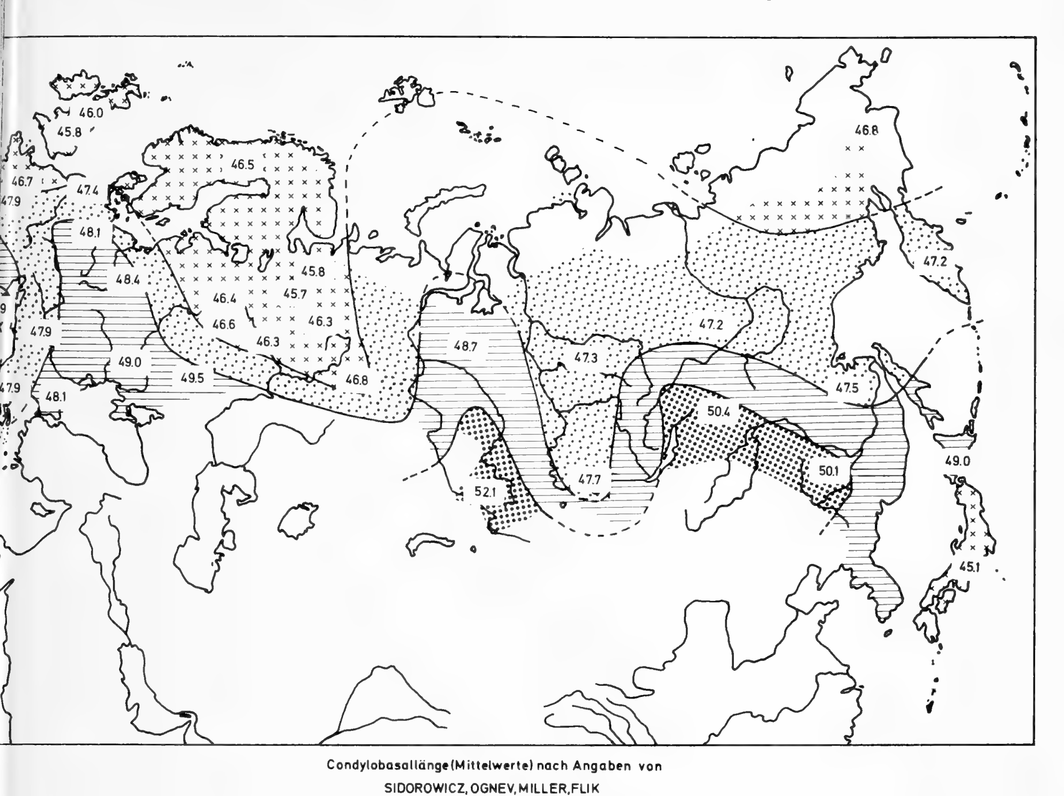


Abb. 1. Variation der Condylobasallänge. Die Darstellung beruht auf den Mittelwerten, die von Sidorowicz (1971), Ognev (1966), Miller (1912) und Flik (1964) für die verschiedenen Unterarten von *Sc. vulgaris* aufgeführt werden

Riksmuseet, Stockholm; Musée Zoologique de l'Université et de la Ville, Straßburg; Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart; Naturhistorisches Museum, Wien.

Allen Sammlungsleitern und ihren Mitarbeitern gebührt mein aufrichtiger Dank.

Berücksichtigt wurden nur Schädel, für die eine genaue Fundortbezeichnung vorliegt. Als Angabe für die Schädelgröße dient die Condyloalveolarlänge[2]. Dieses Maß erfaßt die Strecke vom caudalsten Punkt der Condylen bis zum Vorderrand der Incisivi an den Alveolen. Diese Strecke ist etwas kürzer als die Condylobasallänge. Sie wurde gewählt, da bei verschiedenen Schädeln des bearbeiteten Materials die Intermaxillarknochen beschädigt waren und sich damit der vordere Ansatzpunkt für die Bestimmung der Condylobasallänge nicht mehr exakt feststellen ließ. Wie die entsprechenden Untersuchungen ergeben haben (Wiltafsky 1973), ist es nicht notwendig, das Material nach Geschlecht und Alter getrennt zu bearbeiten.

Der Versuch, regionale Unterschiede innerhalb der Unterart *Sc. v. fuscoater* zu erfassen, setzt voraus, daß Populationen miteinander verglichen werden können. In jeder Population tritt ein bestimmtes Merkmal in unterschiedlichen Ausprägungen auf, und nur Serien erlauben es, einen Gesamteindruck von den für die Population typischen Verhältnissen zu erhalten. Unter dem bearbeiteten Material sind jedoch komplette Serien Ausnahmefälle, Einzelfunde dagegen die Regel. Es war somit notwendig, diese Einzelfunde zu größeren Gruppen zusammenzufassen.

[2] In meiner Dissertation ist die Condyloalveolarlänge als Condylobasallänge bezeichnet (Wiltafsky 1973).

Bei der Gruppierung des Materials dienten als Hilfsmittel der t-Test und die Karte der naturräumlichen Gliederung Deutschlands (MEYNEN und SCHMITHUSEN 1953). Mit Hilfe des t-Tests wurden die Gruppen auf Homogenität geprüft. Durch die Berücksichtigung der Karte der naturräumlichen Gliederung Deutschlands sollte erreicht werden, daß nur solche Exemplare in ein und derselben Gruppe zusammengefaßt wurden, die von Fundorten stammen, an denen auch ähnliche klimatische Bedingungen herrschen. Für die einzelnen Gruppen wurden die Mittelwerte errechnet und kartiert.

Die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen der Schädelgröße und den Klimafaktoren besteht, wurde mit Hilfe der Korrelationsrechnung (Produkt-Moment-Korrelation nach Pearson) untersucht.

Geprüft wurde der Zusammenhang zwischen den für die einzelnen Gruppen errechneten Mittelwerten für die Condyloalveolarlänge und der Jahresmitteltemperatur sowie der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge. Die hierfür erforderlichen Werte entstammen der „Klimakunde des Deutschen Reiches, Band II, Tabellen". Für die Auswahl der Wetterstationen war möglichst enge Lagebeziehung zu den Fundorten entscheidend. Die Vermutung, andere als die erwähnten Klimafaktoren könnten etwaige Zusammenhänge mit Schädelmaßen besser erfassen, hat sich bei entsprechender Prüfung als unbegründet erwiesen (WILTAFSKY 1973).

Die Korrelationskoeffizienten werden mit ihren zugehörigen Signifikanzniveaus angegeben, letztere werden aber nicht weiter interpretiert: Da der Untersuchung keine Hypothesen über bestimmte Zusammenhänge zugrunde liegen, ist das Instrumentarium der beurteilenden Statistik nicht anwendbar.

Zur Beschreibung der Stärke der Zusammenhänge zwischen den untersuchten Größen wird der Determinationskoeffizient (r^2) benutzt. Der Determinationskoeffizient ist das Quadrat des Korrelationskoeffizienten. Mit 100 mutipliziert ($r^2 \times 100$) drückt er aus, wieviel Prozent von der Veränderung der Variablen a durch die Veränderung der Variablen b erklärbar sind.

Sämtliche Berechnungen wurden im Rechenzentrum der Universität zu Köln ausgeführt.

Materialanalyse

1. Ergebnis der Mittelwertskartierung

Nach der Kartierung der 94 Mittelwerte ergibt sich ein Raster von Werten, in das der Verlauf von Isophänen eingezeichnet werden kann. Dabei wird ersichtlich (Abb. 2), daß die Höhe der Mittelwerte nicht regellos variiert. Gebiete, in denen niedrige Werte gehäuft auftreten, heben sich von anderen Gebieten ab, in denen gehäuft höhere Werte festgestellt werden können: In der unmittelbaren Umgebung von München liegt ein Größenminimum, nordöstlich von Berlin ein Größenmaximum.

Außerdem läßt sich entlang bestimmter Linien von Mittelwert zu Mittelwert fortschreitend ein Anwachsen der Condyloalveolarlänge erkennen. Solche Größengradienten sind z. B. auf der Strecke Hamburg—Falkenhagen (westlich von Berlin) oder von Kronberg im Taunus über Birkenau (Odenwald), Rothenburg o. T., Augsburg nach Gräfelfing bei München zu verfolgen (Abb. 3). Wie aus den Dice-Leraas-Diagrammen außerdem ersichtlich ist, sind die Größenunterschiede zwischen bestimmten Mittelwerten durchaus signifikant (vergleiche Kronberg/Birkenau mit Augsburg/Gräfelfing).

Insgesamt läßt sich feststellen, daß die Condyloalveolarlänge im gesamten Untersuchungsgebiet klinale Variation zeigt.

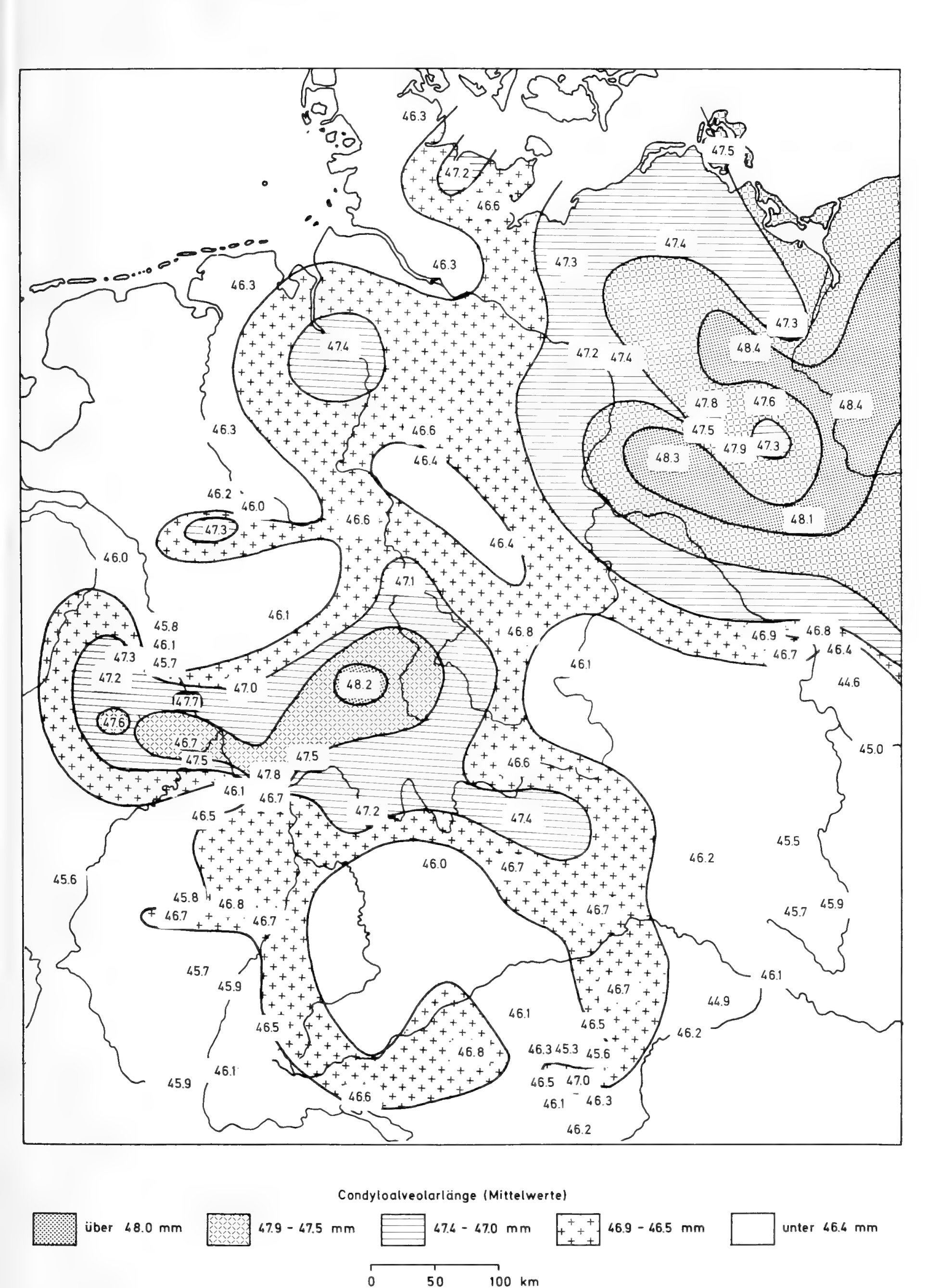


Abb. 2. Variation der Condyloalveolarlänge. Dargestellt sind die Mittelwerte von 94 Stichproben aus dem Verbreitungsgebiet von *Sc. v. fuscoater*

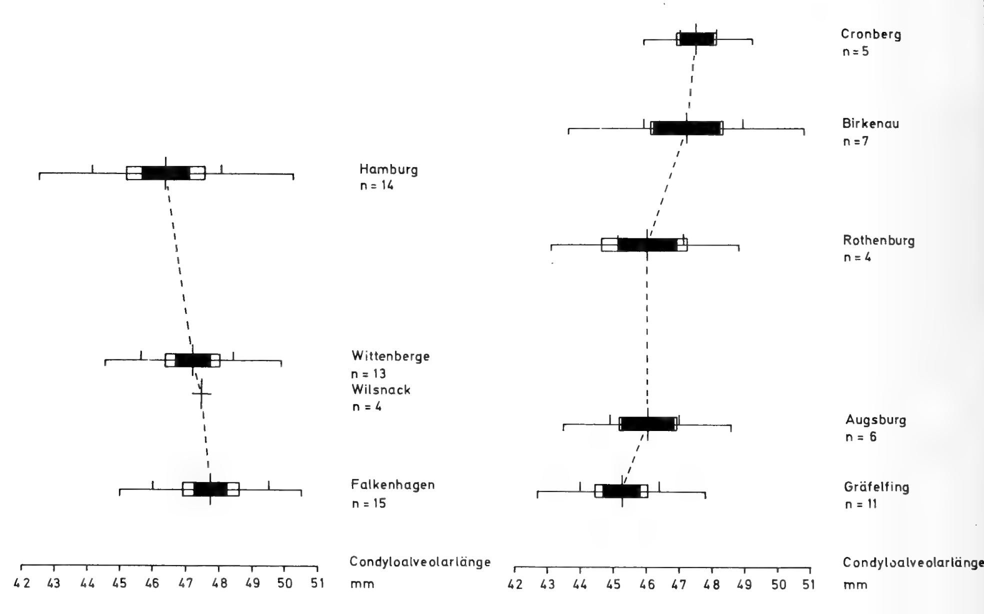


Abb. 3. Größenveränderungen in der Condyloalveolarlänge entlang den Strecken Hamburg—Berlin und Frankfurt—München. Im Diagramm gibt der mittlere Querstrich die Lage des Mittelwertes ($\bar{x}$) an. Der horizontale Strich kennzeichnet den Bereich $\bar{x} \pm 3{,}24$ s. Das unausgefüllte Rechteck repräsentiert den Bereich $\bar{x} \pm s$, das ausgefüllte Rechteck den Bereich $\bar{x} \pm ts / \sqrt{N}$. Min. und Max. sind durch senkrechte Striche markiert. Die unterschiedlichen Längen der gestrichelten Linien veranschaulichen die Entfernungen zwischen den Fundorten.

2. Ergebnis der Korrelationsrechnung

Mit Hilfe der Korrelationsrechnung wurde der Zusammenhang zwischen der Größe der Condyloalveolarlänge und der Jahresmitteltemperatur bzw. der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge untersucht:

n = 94	Korrelationskoeffizient r	Determinationskoeffizient $r^2 \times 100$
Jahresmitteltemperatur	— 0,02056	0,04
mittlere jährliche Niederschlagsmenge	— 0,40934***	16,7

***P < 0,001

Für die Beziehung zwischen der Condyloalveolarlänge und der Jahresmitteltemperatur ergibt sich ein Korrelationskoeffizient r = — 0,02. Dieser Wert ist nicht von Null verschieden. Zwischen den beiden Größen besteht demnach kein Zusammenhang. Den selben Eindruck vermittelt auch das Streuungsdiagramm (Abb. 4a).

Für die Beziehung zwischen der Condyloalveolarlänge und der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge errechnet sich ein Korrelationskoeffizient r = — 0,409. Dieser Wert ist bedeutsam von Null verschieden ($P < 0{,}001$). Die Condyloalveolarlänge ist demnach von der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge abhängig. Trotz der hohen Signifikanz für die lineare Korrelation zwischen den beiden Größen

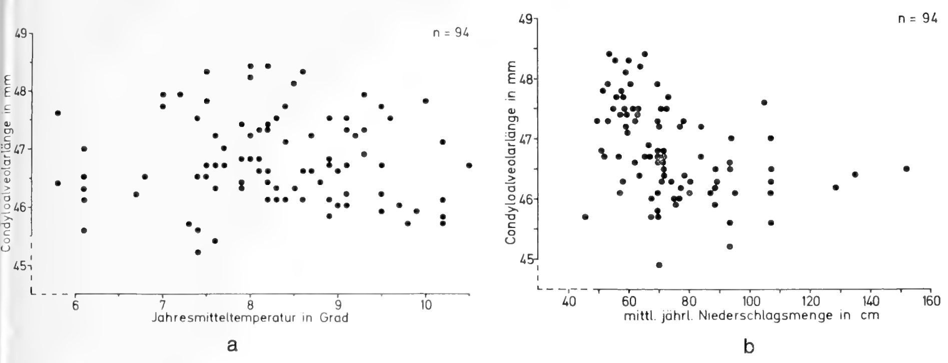


Abb. 4. Beziehungen zwischen der Jahresmitteltemperatur (a) bzw. der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge (b) und der Condyloalveolarlänge. Die Streuungsdiagramme zeigen die Werte von 94 Stichproben aus dem Verbreitungsgebiet von *Sc. v. fuscoater*

ist die Abhängigkeit jedoch nur gering, wie aus der Größe des Determinationskoeffizienten und aus dem Streuungsdiagramm (Abb. 4b) hervorgeht: Lediglich 16,7 % von der Variabilität der Condyloalveolarlänge sind durch die Variabilität der Niederschlagswerte zu erklären. Dieser Wert ist so niedrig, daß eine kausale Abhängigkeit der Condyloalveolarlänge von der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge wohl kaum bestehen dürfte.

Diskussion

Die Tatsache, daß die Condyloalveolarlänge bei *Sciurus vulgaris fuscoater* — und damit die Schädelgröße — klinal variiert, ist nicht weiter überraschend, zumal von CAVAZZA (1913) bereits eine entsprechende Beobachtung vorliegt. Nach den Ausführungen von MAYR (1967) ist bei den meisten kontinentalen Arten, wenn nicht sogar bei allen, klinale Variation zu erwarten.

Überraschend ist jedoch, daß die Schädelgröße allem Anschein nach unabhängig von klimatischen Bedingungen ist. Für diese Tatsache sprechen neben den vorliegenden Berechnungen die Verhältnisse, die innerhalb der dänischen Eichhörnchenpopulationen zu beobachten sind. Während sich die Größengradienten der Condyloalveolarlänge überall über die Grenzen des ehemaligen Deutschen Reiches hinaus kontinuierlich verfolgen lassen, ist dies in Dänemark nur zum Teil möglich (WILTAFSKY 1973). Hier treten abweichende Verhältnisse auf, die durch das Aussetzen von Eichhörnchen unterschiedlicher Herkunft entstanden sind (BRAESTRUP 1935). Zwischen den verschiedenen dänischen Populationen bestehen außerdem entschieden stärkere Unterschiede, als zwischen den südschwedischen Populationen oder zwischen den norddeutschen (Abb. 5). Wird vorausgesetzt, daß die klimatischen Gegebenheiten in ganz Dänemark annähernd gleich sind, so können die zwischen den Populationen ersichtlichen Unterschiede nur genetisch bedingt sein. Die Schädelgröße erweist sich also auch bei diesem „Freilandexperiment" als eine vom Klima unabhängige Größe.

Was bei der regionalen Variation der Condyloalveolarlänge von *Sc. v. fuscoater* jedoch besonders überrascht, ist das Ausmaß der Variation. Die höchsten Werte betragen 48,4 mm, die niedrigsten 45,0 mm. Die Differenz beträgt 3,4 mm.

Werden zum Vergleich die für verschiedene Eichhörnchenunterarten in der Literatur aufgeführten Mittelwerte der Condylobasallänge herangezogen und untereinander verglichen (Abb. 1), so ergeben sich zwischen den höchsten und niedrigsten Werten ähnliche Differenzen.

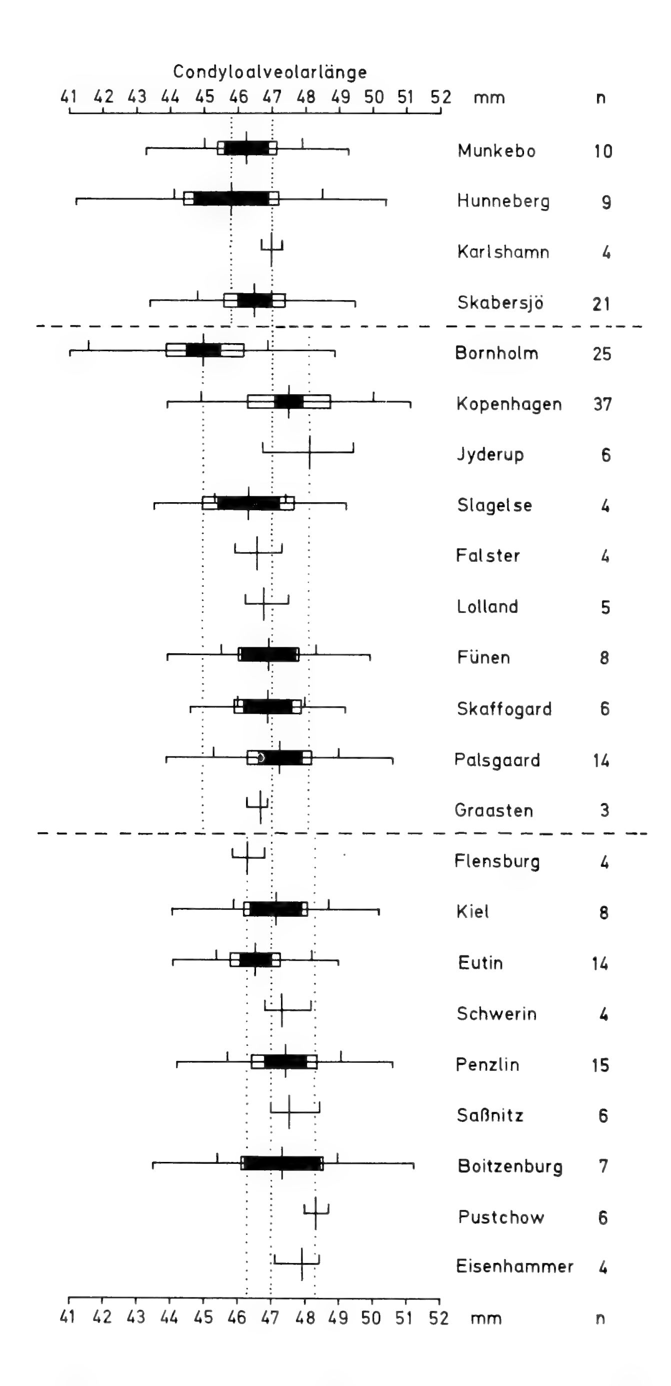


Abb. 5. Variabilität der Condyloalveolarlänge in südschwedischen, dänischen und norddeutschen Populationen. (Erklärung der Darst. Abb. 3)

Sieht man darüber hinweg, daß die Condyloalveolarlänge nicht direkt mit der Condylobasallänge verglichen werden kann und bewertet nur die allgemeine Tendenz, so ergibt sich „innerhalb" der Unterart *Sciurus vulgaris fuscoater* eine höhere Variation der Schädelgröße als „zwischen" verschiedenen Unterarten von *Sciurus vulgaris*. Diese Feststellung legt die Vermutung nahe, daß vielleicht die Abgrenzung des Verbreitungsareals von *Sc. v. fuscoater* anders als zur Zeit üblich vorgenommen werden müßte. Aufgrund dieses einen Hinweises ohne Berücksichtigung weiterer Merkmale einen solchen Schritt zu wagen, ist jedoch gewiß nicht angebracht.

Zusammenfassung

An 921 Schädeln aus dem Verbreitungsgebiet von *Sciurus vulgaris fuscoater* wurde die Condyloalveolarlänge gemessen. Die Meßwerte wurden zu 94 Gruppen zusammengefaßt und für jede Gruppe der Mittelwert errechnet.

Der Vergleich der Mittelwerte zeigt eine starke Varianz. Die Kartierung der Mittelwerte läßt erkennen, daß die Condyloalveolarlänge klinal variiert. Eine Abhängigkeit von Klimafaktoren ist aber unwahrscheinlich: Nur für den Zusammenhang zwischen der Condyloalveolarlänge und der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge ergibt sich ein gesicherter Korrelationskoeffizient. Wie der entsprechende Determinationskoeffizient zeigt, lassen sich dabei aber auch nur 16,7 % von der Variabilität der Condyloalveolarlänge durch die Variabilität der Niederschlagswerte erklären. Gegen eine Abhängigkeit der Schädelgröße von Klimafaktoren sprechen auch die Befunde bei dänischen Eichhörnchenpopulationen. Es wird vermutet, daß die Variation genetisch bedingt ist.

Summary

Regional differences in skull size of Sciurus vulgaris fuscoater Altum, 1876

In 921 skulls, collected in the area of *Sc. v. fuscoater*, the Condyloalveolarlength was measured. The measurements were grouped to 94 samples and for each sample the average was calculated. The comparison between the averages shows a great variance. When the averages are maped out, it gets evident, that the Condyloalveolarlength shows a variation, which is clinal. It seems to exist no dependance from the climate: Only the correlation between the Condyloalveolarlength and the mean annual percipitation gives a significant coefficient. The coefficient of determination shows, that 16,7 % of the variability of the Condyloalveolarlength are explained by the variability of the mean annual percipitation. Results, based on Danish squirrels, don't show any correlation between the greatness of the skull and the climate. It is hypothesized that the variation in the greatness of skulls is caused by genes.

Literatur

Braestrup, F. W. (1935): Egernet *(Sciurus vulgaris* L.). In: Danmarks Pattedyr, Kopenhagen.

Cavazza, F. (1913): Studio intorno alla variabilita dello *Sciurus vulgaris* in Italia. Atti R. Accad. Lincei — Classe Sc. Fis. e Nat. Sez. 5, IX, 504—593.

Flik, B. J. (1964): Verslag van de werkzaamheden verricht op het zoologisch museum tydens een onderzoek over de systematische plaats van de nederlandse eekhorn *(Sciurus vulgaris* L.). Nicht veröffentl. Examensarbeit. Amsterdam.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin.

Meynen, E.; Schmithüsen, J. (1953): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. Remagen.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of Western Europe in the collection of the British Museum. London.

Ggnev, S. I. (1966): Mammals of the USSR and adjacent countries. Mammals of eastern Europe and northern Asia. Vol. IV Rodents. Jerusalem.

Sidorowicz, J. (1971): Problems of Subspecific Taxonomy of Squirrel *(Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. Zool. Anz. **187**, 123—142.

Wiltafsky, H. (1973): Die geographische Variation morphologischer Merkmale bei *Sciurus vulgaris* L., 1758. Diss. Köln.

Anschrift des Verfassers: Dr. Herbert Wiltafsky, Zoologisches Institut der Universität Köln, D — 5000 Köln 41, Weyertal 119

Notes on the Sand Cat, *Felis margarita* Loche, 1858

By H. HEMMER, P. GRUBB and C. P. GROVES

Receipt of Ms. 4. 9. 1975

The Sand Cat *(Felis margarita* LOCHE, 1858) has remained one of the least known species of Felidae since its description over a century ago. Only a very few specimens are available for study in collections, and so little had been written about the species by the early years of this century that when OGNEV (1926) studied the first examples from Turkestan he was convinced that he had found not only a new species, but a new genus, giving it the name *Eremailurus thinobius.* A few years later HEPTNER and DEMENTIEV, seeking comparative material, could trace but a single specimen, in the Paris Museum; this however was sufficient to demonstrate that OGNEV had merely rediscovered LOCHE's species in a considerable northeasterly extension of its range, although the paucity of material did not permit them to say for certain whether the Turkestan and Saharan forms were absolutely identical, or whether two separate subspecies could be maintained (HEPTNER and DEMENTIEV 1936).

POCOCK (1938a, b) recorded the accession to the British Museum of two specimens of the same species; as both of them differend from LOCHE's type description, and from each other, and were from widely separated localities in the Sahara, he did not hesitate to make each of them the type of a new subspecies: *F. margarita meinertzhageni* and *F. m. airensis.* These, together with *F. m. thinobia,* he maintained in his uncompleted catalogue of 1951. Even by this date, it appeared as if the range of the species was markedly discontinuous.

Not long afterwards however, a living specimen from the Arabian peninsula arrived in the London zoo, partially closing the gap between the Saharan and Turkestan portions of the range (HAYMAN 1952; HALTENORTH 1953a). In his textbook on the genus *Felis,* HALTENORTH (1953b) allocated the Arabian cat to *F. margarita* but retained *F. thinobia* as a separate species: according to his view, the two desert species together with the South African *F. nigripes* and the Chinese *F. bieti* had been derived independantly, converging through similar adaptions, from the widespread *F. silvestris.* As will be shown below, it would no longer be possible to hold to this view: not only are *margarita* and *thinobia* closer than could be accounted for by convergence, but they show certain similarities to the distinctive species *F. chaus;* moreover the distributional gap is closing as more and more records accumulate. Indeed, in her survey and reinterpretation of coat patterns in the Felidae, WEIGEL (1960) was already in a position to report the discovery of *F. margarita* in the Iranian desert near Teheran: a record which has not been duplicated since that date, although there is no reason to cast doubt upon it.

HARRISON (1968) gave detailed descriptions of the Arabian skins known to date, while HEPTNER (1970) and HEPTNER and SLUDSKIJ (1972) reviewed the knowledge of the Turkestan race, of which a fairly respectable total of specimens had meantime accumulated. LAY et al. (1970) reported the discovery of the species in the Nushki desert, Pakistan; WALTER SCHEFFEL of Maintal, Germany, acquired living specimens from this region and from these, together with the remains of animals which had died in the initial stages of the setting up of the breeding group, HEMMER (1974a, b) was able to characterise the Pakistan Sand Cat as a new subspecies, *F. m. Scheffeli.*

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 286—303

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Finally SCHAUENBERG (1974) has reviewed aspects of the species' morphology, taxonomy and ecology.

It is the purpose of the present paper to review that taxonomy of *Felis margarita,* at the same time laying down standards with regard to its variation by age, sex and individual. We describe the Arabian Sand Cat as a new subspecies, and attempt to elucidate the relationships of the four recognisable races to each other and to a standard of specialisation. For this latter purpose it is necessary first of all to discuss the systematic position of the species within the Felidae and the genus *Felis.*

Relationships of *Felis margarita*

Four rather different views have been put forward in the literature concerning the relationship of the Sand Cat to other felids. According to HEPTNER and his associates the species is closely related to the Manul or Pallas' Cat and should be placed alongside the latter in the subgenus or genus *Otocolobus;* this is the only schema which dissociates it from the nominate subgenus or genus, *Felis.* HALTENORTH has proposed that there is not one species but two, independently derived from local variants of *Felis silvestris.* SCHAUENBERG acknowledges the unity of the species, but again places it closest to *F. silvestris.* Finally HEMMER notes similarities to *F. chaus,* and proposes to regard *F. margarita* as a species standing between the latter and *F. silvestris.* We will discuss each of these views in turn.

1. HEPTNER and DEMENTIEV (1936) noted similarities in the form of the skull between *F. margarita* and *Otocolobus manul,* which they proposed to formalise by allocating *Otocolobus to Felis* as a subgenus including both species. HEPTNER (1970) reiterated this view, and it was defended by HEPTNER and SLUDSKIJ (1972). The latter publication is very explicit as to the degree of the affinity between *margarita* and *manul,* in that the composite subgenus *Otocolobus* is maintained in the face of a revocation of the generic taxon *Prionailurus,* traditionally (WEIGEL 1960) thought of as one of the most distinct of the genera of smaller cats.

POCOCK (1951) offered a brief criticism of this view of the species' affinities (p. 179); HALTENORTH (1953b) and WEIGEL (1961) both refused to accept it; and SCHAUENBERG (1974) has most recently gone into some detail in a refutation of it, drawing attention to recent information on the karyotype (JOTTERAND 1971) and the shape of the pupil in addition to long-known features of skin, skull and dentition. Such similarities as are supposed to exist do not in any case extend very far, and evaporate completely when living specimens are observed side by side, as in SCHEFFEL's private collection.

2. POCOCK (1938a) kept *thinobia* separate from *margarita;* in 1951 he united them on HEPTNER and DEMENTIEV's evidence, but remarked that the apparent gap in distribution might still be best explained by postulating that they had evolved convergently from local representatives of *F. lybica* (now itself regarded as conspecific with *F. silvestris*). It was left to HALTENORTH (1953b) to seriously adopt and defend this theory, citing chiefly the *caudata*-like spotted pattern of young *thinobia* as evidence of the latter's affinity with Central Asian races of *F. silvestris.* As HEMMER (1974a) has shown, however, the degree to which the flank stripes may be broken into spots, or indeed expressed at all, is rather variable within and between both *margarita* and *thinobia,* adult and young, so the supposed resemblances between a given Sand Cat and its neighbouring Wild-Cat races fall away. Moreover the need to postulate such a convergence has now fallen away with the virtual closure of the geographical gap between the two races.

3. HEMMER (1974a) points out resemblances between *F. margarita* and *F. chaus*

namely the yapping courtship call (Partnerruf), the similarity of the skin markings (ex WEIGEL 1961), and the large size of the teeth. As these characters, as well as the exact nature of the relationship between the two, need further discussion, we will return to this theory below.

4. SCHAUENBERG (1974) doubts the validity of the relationship postulated by HEMMER; he notes the dissimilarity between the broad skull of *F. margarita* and the elongated narrow one of *F. chaus,* and states that there are "great analogies" between the raucous call of the Sand Cat, resembling the bark of a small dog, and that of a desert race of *F. lybica;* moreover, "it would be imprudent to attempt to establish such a classification on ethological observations and to base systematic conclusions on superficial studies". For SCHAUENBERG, the skull of *F. margarita* closely approximates those of *F. lybica, F. ornata, F. silvestris* and *F. nigripes,* all of which he regards as valid species; and this is the most likely guide to its systematic position.

As indicated above, we do not consider that theories (1) and (2) are appropriate any longer in the light of modern information. In particular HALTENORTH's theory was proposed explicitly to account for a supposed distributional gap, which is now known to be illusory. We will therefore confine ourselves to a consideration of theories (3) and (4). In so doing it is necessary to distinguish clearly between what have been commonly referred to as "habitus" and "heritage" characters. The former are those which are strictly related to presentday ecological conditions, and so are not relevant as such to an elucidation of phyletic/systematic affinities. The latter are not so related; presumably they reflect the adaptions of ancestral forms in some way, so that modern taxa showing similarities which are unrelated to their ecological status can be supposed to be descended from a common ancestor with those characters.

That is not to say, of course, that "habitus" characters are meaningless in systematic terms. These are, of course, the features which distinguish the members of a living sister-group and their degree of development is a useful indicator of differential specialisation. This point will be returned to below, when considering the subspecies of *Felis margarita.*

The living species of the genus *Felis* (and here we exclude the poorly known *Felis bieti)* can be arranged according to environment in the following series:
desert — desert/steppe — savannah/bushland/woodland — wet bushland
margarita — nigripes — silvestris cf. *lybica — silvestris* cf. *silvestris — chaus.*

We suggest that all characters following this sequence may be regarded as „habitus“ characters as follows:

a. Skull breadth. As zygomatic breadth is nearly isometrically related to skull length (see below under Intraspecific variation), it is justifiable to calculate a simple index, $\frac{\text{zygomatic breadth} \times 100}{\text{greatest length}}$ · Using figures given by HALTENORTH (1953b), POCOCK (1939) and HEPTNER (1970), we obtain the following results for this index:

species	mean	standard deviation	(n)	
Felis chaus	65.9	2.1	(33)	
Felis silvestris silvestris gp.	70.7	2.4	(105)	70.4 (281)
„ „ *lybica* gp.	70.0	2.3	(134)	
„ „ *ornata* gp.	70.9	2.5	(42)	
Felis nigripes	73.6	2.3	(6)	
Felis margarita thinobia	75.9	—	(29)	

Clearly, this is a "habitus" character following an exact ecological series, and so should be used with caution for elucidation of interspecific relations, contra SCHAUENBERG (1974).

b. Bulla length. This measurement shows a negative allometric relation to skull (basal) length; the allometric exponent is around 0.8; in *F. m. scheffeli* the correlation coefficient is 0.98, and the allometric exponent has a value of 0.83 ± 0.07. Therefore we cannot take a simple index, but must use the integration constant b of the allometric equation, log y = log b + a log x. For comparability, the allometric exponent was taken as 0.83 for all species, and the value of b calculated from it (from measurements taken by H.H.):

species	mean	standard deviation	(n)
Felis chaus	0.51	0.02	(2)
Felis silvestris silvestris gp.	0.53	0.02	(7)
„ „ *lybica* gp.	0.57	0.02	(13)
Felis nigripes	0.60	0.01	(2)
Felis margarita scheffeli	0.69	0.01	(7)

These values additionally correlate highly with zygomatic breadth index (allometric exponent, double logarithmic system, 2.0), giving an even better indication of habitat specialisation.

c. The mat of dense hair on the paws. The existence of a mat of hairs thick enough to cover the soles is a much cited diagnostic feature of *F. margarita* (illustrated in HEMMER 1974a). An index, $\frac{\text{hair length on soles} \times 100}{\text{hair length on the back}}$, was calculated as it appears that the relation is isometric. The values are as follows:

Felis chaus	13	(3)
Felis silvestris (all types)	30	(32)
Felis margarita scheffeli	58	(6)

Descriptions of *F. nigripes* suggest a position on this scale between *F. silvestris* and *F. margarita.*

In such features, therefore, the position of *Felis margarita* as the most specialised arid-country species is highlighted; intermediate "habitus" standing of *F. silvestris* is indicated, and the "wet-country" adaptations of *F. chaus.* It is against such background that "heritage" characters must be sought for phylogenetic indicators.

WEIGEL (1961) showed that in features of the skin pattern *F. margarita* has closer resemblance to *F. chaus* than to *F. silvestris* (this referred to form, not degree, of pattern expression). Here is a resemblance which does not follow ecological, "habitus" relationships. The relatively large teeth and the nature of the vocalisations are other such resemblances. Concerning SCHAUENBERG's strictures about the use of ethological characters, it can only be objected that their value for systematics has been demonstrated innumerable times, especially by ornithologists, and is subject to the same constraints as in the case of morphological characters. The calls – especially the male's courtship vocalisation – of *F. margarita* and *F. chaus* differ in their marked shortness from those of all *F. silvestris* specimens studied by H. H., including a desertic race *F. s. griselda.*

Some further hint of the phyletic affinities of *F. margarita* may be derived from a comparison with the mandible of *Felis lunensis* from the Villafranchian of

Olivola, Italy, described by KURTÉN (1965). This species, considered ancestral to *F. silvestris* by KURTÉN, differs from the latter in the absence of a hypoconid from P_3; in which it resembles *F. margarita*. On the other hand, the well-developed hypoconid of *F. chaus* suggests the likelihood of convergent evolution in one or other case. *F. lunensis* lacks the relatively high-crowned P_3 common to *F. margarita* and *F. chaus* (including the fossil Javanese form of the latter).

Therefore, the Sand Cat stands somewhat between the Jungle Cat *(F. chaus)* and the Wild-Cat *(F. silvestris)* in many respects; in a few characters, namely those indicative of arid-country specialisation, it stands quite out on its own.

Skin of *Felis margarita*

We have at our disposal a good series of skins and living specimens of *F. m. scheffeli*, enabling us to draw up age/sex and seasonal parameters as follows:

The hairs on the back are tawny at the base, extending some way up the shaft; there is then a fairly dark segment, followed by a pale straw-coloured band, and a black tip of varying length. From dorsum to venter the flank hairs become progressively bleached, the dark midshaft section disappearing first, then the black tip, so that a typical hair of the lower flanks is pale fawn throughout. From flanks to venter is a rather rapid transition to white. On the neck both transitions – dorsum to sides, and sides to underside – are sharper than on the body. In summer the fur is relatively short, mostly 27–35 mm on the loins but with long guard-hairs of 39–46 mm; there are indications, varying in intensity, of transverse stripes along the flanks, invariably broken into elongated spots, and in one skin (SMF 38326) clear suggestions of dark longitudinal dorsal streaks. In winter, the fur is longer, 37–40 mm on the loins with long guard-hairs of 45–48 mm, with an "unbrushed carpet" look; the pattern is less obvious, exept in some cases for the dorsal lines which can be discerned. A flat skin gives the general impression of being grey with a buffy cast, much darker along the dorsal midline, and with a buff margin to the whole skin, especially clear along the neck.

Ears are more tawny at the base, with a black tip and a grizzled midzone where the black begins to come in; one specimen has white patches towards the base. Thick white hair clothes the inner surface of the ears.

The limbs are buffy outside, brighter than the body; hindlimbs paler than forelimbs; the whole inner surface of the hindlimb, from the groin, is whitish, whereas there is just a little on the inside of the forelimbs. There is always a black stripe encircling the upper segment of the forelimb above the elbow, more marked across the white surface than the buffy; this is the most sharply marked, and generally the darkest, element in the colour pattern. One specimen (SMF 40531) has two such bands which run together on the inner surface at the stifle. There may or may not be clear traces of broken stripes elsewhere on the limbs; all skins however show a row of brown spots from groin to hock along the buff/white border.

Paws have dark brown fur on the pads covering them; on the forefeet a black patch occurs on the ventro-medial surface of the 5th digit, grading at the edges into the buffy area, and extending up the heel to the dew-claw. This may however be difficult to trace and appears to fade with age.

The tail has a black tip, a light buffy band in front of that, and an alternation of buff and black bands in front of that, fading fairly rapidly and not extending more than one-third of the way towards the base. (The number of bands is racially variable: in *scheffeli* there are typically two black bands in front of the black tip, and some 4–5 brown ones in front of them are recognisable in adults). The tail,

basally buff like the flanks, pales distally until the zone of the black bands is reached. The hairs along the dorsal midline are elongated, dark for most of their length but with a buff band just below the black tip. The dark bands are caused partly by an extension of the darker zones of the individual hairs, and partly by the way the hairs lie, overlapping each other.

On the face the zone of the mystacial vibrissae is white; a white ring encircles each eye, except medially where it is interrupted by a welldefined tawny stripe running down either side of the nose; above and below this stripe, on the medial side of each eye, is a large white patch. The upper side of the nose is light buffy or white. In some specimens there is a dark buff line running from the lateral eye corner towards the ear, dividing the buffy upper from the white lower portion of the cheek-ruff. The rest of the head – except the crown, which is coloured like the dorsum – is a bright buff. The white zones on the face are more conspicuous in winter coat.

Seasonal variation therefore consists largely in the greater visibility of the transverse broken-stripe pattern in summer, and probably the lesser amount of grey overlay on the dorsum and the smaller amount of white on the face. Individual variation follows much the same lines, and it is possible to find some skins that cannot be assigned to a given season by pattern alone. Two capture groups of Pakistan Sand Cats differ in the expression of the pattern: in the SCHEFFEL group the pattern in most individuals is nearly obliterated, while in a group in the Brookfield zoo, Chicago, it is well-expressed. Each group descended from just a few individuals, and observation of one or the other alone would give a false idea of a rather narrow range of individual variation, if it be not born in mind that the now numerous members especially of the Brookfield line are genetically related.

Individual variation, therefore, is fairly well-marked, equivalent to that within a given population of *Felis silvestris* which is to say, along standard lines and not sufficient to obscure subspecific differences. Sexual variation in colour was not found.

The kittens of this form are all rather similar, whatever the pattern that they are destined to acquire as adults. They are more greeny-grey than the adults, with prominently banded hairs even on the face, and rather well-marked with broken stripes on the flanks and limbs, and a dark ochraceous streak down the back. The cheek-stripe and paw fur are also as dark as in the most boldly marked adults; on the other hand the white is less marked, both on the underparts and the face. More than eight tail bands are recognisable.

Skull of *Felis margarita*

Once again we use the Pakistan race, *F. m. scheffeli,* as a standard because of the relatively goods series, standardised by age and sex, available to us. SCHAUENBERG (1974) has already indicated seven characters whereby this species may be distinguished from other members of the genus, so we will not dwell on this aspect here.

Available material indicates a considerable difference in overall size between males and females. In the Senckenberg (Frankfurt) series of three adult males and four adult females, the smallest male skull has a Greatest Length of 93 mm, the largest female, 84 mm; Basal and Condylobasal length show equally striking dimorphism. However LAY et al. (1972) quote skull lengths for two Pakistan Sand Cats (sex unstated) of 86.8 and 84.8 mm; if these are adult they are more likely to be female, but they do close the gap slightly. SCHAUENBERG (1974) mentions five male skulls that he has studied, all from Nushki whence the SCHEFFEL specimens came, but his total range is 83 to 90.5 for both sexes. This rather odd

discrepancy could be explained by reference to the effect of different conditions of captivity, but as the SCHEFFEL specimens, at least, were received as adults, and SCHAUENBERG specifically states that the majority of imports from Pakistan survived for less than a year (implying that the skulls studied by him were from individuals that did not survive long in captivity), this suggestions is unsatisfactory as a general explanation. The two further explanations which occur to us are 1. that SCHAUENBERG's specimens are not in fact adult, and 2. that there are local demes around Nushki.

The latter hypothesis is at present an imponderable; the former is quite possible, seeing that it sometimes requires a most minute examination of suture closure (especially the basilar suture) and dental eruption and wear to determine maturity. As an example, BM. 67.1429 – a skull of *F. m. margarita* – is certainly not fully grown but this fact would not be apparent on brief inspection; SCHAUENBERG has evidently used it without demur in his series, nor can he be blamed for doing so except under the most stringent aging criteria.

Under these circumstances, therefore, we have decided to use only the SCHEFFEL series for our comparisons, laying aside SCHAUENBERG's series for the moment and treating the measurements of LAY et al. with caution.

The main skull breadth measurements (Zygomatic breadth, Bicanine breadth etc.) are nearly isometrically related to skull length and thus also show strong sexual size differences with no overlaps among confirmed adults. But Postorbital breadth is virtually identical in the two, and indeed in the skull of a kitten (SMF 44749), being a measurement which shows virtually no change in either age or sex, not significantly correlated with Greatest Length (r = 0.29), and with a regression line hardly deviating from horizontal (HEMMER 1974b: 31).

Table 2 lists the correlation coefficients and allometric exponents for various skull measurements with Greatest Length. Correlation coefficients are generally higher for *scheffeli,* being based on seven specimens from a single locality, than for *margarita,* based on six specimens from widely separated localities; none the less the *margarita* values are of interest for comparison, and of considerable significance for intraspecific comparisons (see below).

The length of the upper carnassial shows a very slight average difference (11.0 mm in males, 10.1 in females) which is well below the level of the overall skull length and breadth measurements, in which the female average is consistently 85 % the value of the male. The measurements of the occiput deviate in the opposite direction, in that its height in the female is only 77 % of that of the male, whereas the breadth is the normal 85 %. This reflects the greater tendency towards nuchal crest development in the male. The bulla shows smaller sexual dimorphism. The average for bulla length in the female is 87 % that of the male; for bulla breadth, the figure is actually larger, due to the low value of 11.5 mm in the male skull Senck.38333. This latter may not be fully-grown: it shows a widely open basilar suture, although all teeth are fully occluded. Therefore, the evidence that bulla size is not much different in both sexes is incomplete.

To sum up, the two sexes of the Pakistani Sand Cat are very different in size of skull – females being 85 % the size of males – but similary proportioned, except that the occiput is higher in the male, and the size of the carnassial and of the bulla is less reduced in the female.

Table 1

Skull measurements of *Felis margarita*

BM — British Museum (Nat. Hist.), London; Harr. — Harrison Zoological Museum, Sevenoaks; MNHP — Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; SMF — Senckenberg-Museum, Frankfurt/M.

	1 Occipital	2	3 Bulla	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	ht.	br.	l.	br.	Carnassial l.	Zyg. br.	Postorb. br.	Bicanine br.	Infra-orb. br.	Inter-orb. br.	Condylobasal l.[1]	Basal l.[1]	Greatest l.
Males													
thinobia (from Heptner 1970)													
min.	—	—	23.1	14.9	10.6	65.0	—	—	—	—	84.2	—	90.4
max.	—	—	27.0	17.2	12.0	78.5	—	—	—	—	96.6	—	103.3
mean	—	—	25.2	16.4	11.4	73.0	—	—	—	—	89.0	—	95.4
			(both sexes)										
margarita													
BM 34.8.2.8	12	24	25	16	10.5	70	33	24	25.5	19	83.5	77	91
MNHP 1962.2933	12	25	25	16	10	66	34	22	23	17	81	75	89
BM 67.1429 juv.	13	24	24	14.5	10	64	32	21	23	16	79	73	87
harrisoni													
BM 59.634	14	27	25.5	16	10.5	74	31	25	26	19	83	78	89.5
Harr. 2.4747	14	25.5	25.5	16	10.5	71.6	33	24	25	19.5	81	76	90.5
Harr. 3.5868 YA	13	26	25	15.5	10.5	66	35	23	24	18	80	73	86
scheffeli													
SMF 38556	13	26	27.5	16	11.0	75.5	34.5	24	26	19.5	87	81	95.9
SMF 38557	14	25	27.5	16	10.8	71.7	33.1	23	25	19.5	88	81	96.7
SMF 38333	14	25	27.1	11.5	11.2	70.0	34.8	22	25	18.8	86	81	94.6

Table 1 (continued)

	1 Occipital ht.	2 Occipital br.	3 Bulla l.	4 Bulla br.	5 Carnassial l.	6 Zyg. br.	7 Postorb. br.	8 Bicanine br.	9 Infra-orb. br.	10 Inter-orb. br.	11 Condylo-basal l.[1]	12 Basal l.[1]	13 Greatest l.
Females													
thinobia (from Heptner 1970)													
min.	—	—	23.1	14.9	11.0	60.9	—	—	—	—	76.4	—	82.0
max.	—	—	27.0	17.2	11.3	76,1	—	—	—	—	92.0	—	98.7
mean	—	—	25.2	16.4	11.1	68.0	—	—	—	—	83.9	—	89.6
			(both sexes)										
margarita													
BM 39.1673	12	18	23.5	15	9.5	61	32	19	21	15	75	70	81
MNHP 1930.83	—	—	23	14	10.2	59	33	20	22	16	71	65	ca. 82
MNHP 1973.290	12	22	22.5	14	9	61	31.5	19	21.5	15	72	66	79
harrisoni													
Schauenberg: age?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	76.5
scheffeli													
SMF 40531	11	22	23.6	15	10.0	63.3	32.4	20	23	17.0	75	70	80.5
SMF 44815	10	21	24.0	15	10.4	61.6	34.8	20	23	16.9	77	71	83.4
SMF 38326	11	22	24.2	15	9.9	59.8	33.3	2C	23	17.3	75	70	81.7
SMF 44750	10.5	21	23.6	14.5	10.0	60.9	33.8	20	23	16.1	73	68	80.1
Infant *scheffeli*													
SMF 44749	10	ca. 20	19.5	12.5	—	30.5	33	20	22	13	67	61	76

[1] Condylobasal length and basal length not taken from prosthion to basion, but from orale to basion (by C. P. G.).

Table 2

Correlation coefficients and allometric exponents

double log system

allometry	subspecies	n	r	all. exp. (a) (regr. line)
Great.L./Zyg.Br.	*margarita*	6	0.90*	0.99 ± 0.22
Great.L./Zyg.Br.	*scheffeli*	7	0.95**	1.05 ± 0.15
Great.L./Bican.Br.	*margarita*	6	0.96**	1.54 ± 0.22
Great.L./Bican.Br.	*scheffeli*	7	0.96**	0.89 ± 0.11
Great.L./Infraorb.Br.	*margarita*	6	0.90*	1.09 ± 0.24
Great.L./Infraorb.Br.	*scheffeli*	7	0.96**	0.61 ± 0.08
Great.L./Int.Orb.Br.	*margarita*	6	0.89*	1.40 ± 0.32
Great.L./Int.Orb.Br.	*scheffeli*	7	0.94**	0.94 ± 0.14
Great.L./Postorb.Br.	*margarita*	6	0.66—	—
Great.L./Postorb.Br.	*scheffeli*	7	0.29—	—
Great.L./Occ.Br.	*margarita*	5	0.72—	—
Great.L./Occ.Br.	*scheffeli*	7	0.94**	1.01 ± 0.15
Great.L./Occ.Ht.	*margarita*	5	0.18—	—
Great.L./Occ.Ht.	*scheffeli*	7	0.89**	1.49 ± 0.30
Great.L./Bulla L.	*margarita*	6	0.95**	0.73 ± 0.11
Great.L./Bulla L.	*scheffeli*	7	0.93**	0.65 ± 0.11
Great.L./P⁴-L.	*margarita*	6	0.80—	—
Great.L./P⁴-L.	*scheffeli*	7	0.34—	—

** $p \leqq 0.01$; * $p \leqq 0.05$; not significant, $p > 0.05$.

The pattern of subspecific variation

Four discrete geographic groupings are known in this species: Sahara, Arabia, Pakistan, and Soviet Central Asia (Turkestan). The specimen mentioned above from Teheran may prove to represent a fifth, or this latter may turn out to be continuous with the Pakistani or Soviet one, or both. Most of the Saharan records are located within erg areas, some being specifically stated to have taken from the dunes; as such areas are themselves discrete, there may turn out to be quite a number of isolated populations. For our purposes, however, it will suffice to sort the specimens into the above four groups, this being all that the paucity of material will permit; that the differences do seem to run along these lines, seems to indicate that any differences within, say, the Sahara are minor or non-existent.

A word of caution is in order here, particularly concerning the Saharan Sand Cat localities (see Revision of subspecies). It is remarkable that there appears to be no authenticated record – certainly, no specimen – from east of longitude 9° E. In spite of intensive collecting in both Libya and Egypt by American expeditions, no specimen of *F. margarita* has turned up in either country, except for the record (Hemmer 1974a) from Sinai. The specimens from the localities 'Haidra' and 'Metameur' in eastern Algeria and in Tunisia quoted by Schauenberg (1974) from Lataste, which are now in the British Museum, are not *F. margarita,* but *F. silvestris* (*lybica* gp.) (Pocock 1951). There is thus a possibility that one of the apparent distributional gaps may be real; it is a little ironic that this should be in effect a gap within the species *F. margarita* as recognised by Haltenorth (1953b), not the one between *thinobia* and *margarita!* As to the suggested location in erg districts, Heim de Balsac (1936) considers that the species is not restricted to such areas, while Heptner (1970) states that it is confined to sandy grounds but *not* necessarily

within ergs. Schauenberg (1974) goes into some detail about this matter, quoting a correspondant to the effect that the animal is found on compact ground between sand dunes. This is not necessarily in conflict with the habitat note on the label of the type of *airensis* ("sand dunes west of Air"), or that Paris Museum 1973.290 was taken at an oasis. The overall picture is one of a species adapted to an ecotone, digging its burrows in firm ground and hunting (diet consisting in the USSR largely of psammophile rodents according to sources quoted by Lay et al. and by Schauenberg) in the dunes (ergs or barkhans).

The four subspecies recognised by us seem, whatever the correlation with major erg distribution, to be separated by large geographic barriers: the Saharan and Arabian races by the Nile, and perhaps by a large tract of the eastern Sahara itself; the Arabian and Turkestan races by the Tigris-Euphrates valley; and the Turkestan and Pakistan races by the mountains of Afghanistan.

Heptner (1970) found that *F. m. thinobia*, the Soviet race, is larger than the Saharan *F. m. margarita* and has a more reduced dark pattern, although there is variation in this respect. Hemmer (1974 a, b) compared *F. m. scheffeli* of Pakistan with *thinobia*, which it mainly resembled, and found that it differed mainly in its relatively larger bullae and increased number of tail-rings. According to the specimens available to him, it would seem that the unnamed Arabian race would have a broad skull (as in *scheffeli*), but would be small like the Saharan from.

a. Skin

Although, as pointed out in describing *scheffeli* above, there is great variation in the degree of expression of the striping and spotting pattern, it seems fairly clear that Saharan and Arabian animals show a clear pattern very frequently (clearer in summer than in winter), none in fact showing an obliterated condition as is common in *scheffeli* and *thinobia* – not even in winter. The general tone of the colouration is brighter also: but this may go along with the well-expressed type of colour pattern, as the Brookfield specimens of *scheffeli* are bright in colour as well as well-marked.

Saharan skins in summer are pale to bright sandy-yellow with less grey-black overlay on the back than Pakistani skins; the flank-bands, though merely a dark ochery tone, are quite well visible, as are 4–5 dark stripes on the thigh; the upper arm stripes are very thick and black and there are always two distinct bands on the front surface. The paws tend to whitish; the ear-back has a considerable black tip; the face has much white on it, and the dark cheek-stripe and the "cheetah-stripe" along either side of the nose are well-marked. The underside, white as in *scheffeli*, is broken on the throat by a buff collar. In winter, the tone is greyer, with a much darker dorsal overlay; the impression is that the fading of the flank markings is not as complete as in *scheffeli*, but the greater extension of white zones is quite similar. In all coats, the number of recognisable tail-rings is less than in *scheffeli*, ranging in six specimens from 2 to 6 in number.

Pocock (1951) drew attention to the difference between the type skins of his races *meinertzhageni* and *airensis*. The former is from El Golea, 30.35 N, the latter from In-Abbangarit, 17.54 N; both taken in early February, they differ conspicuously in the much shorter coat, paler colour, less blackened dorsum and clearer flank-pattern of the latter – the former having the most reduced flank-pattern of all Saharan specimens. A skin (BM. 67.1429) from Touaret, quite near In-Abbangarit, taken on August 30th., is quite like the type of *airensis* but even more extreme, supporting Pocock's contention that there may indeed be some difference between specimens from the northern and southern Sahara. Among the skins in the Paris

Museum, none resembles *meinertzhageni,* although some are from northern Algeria (Laghouat, Beni Abbes) — admittedly, taken in summer between March and mid-summer (including a colour photograph taken by F. Petter of a captive specimen, kindly shown to C. P. G.); a skin from Adrar mountains, Rio de Oro, from a specimen held in captivity in its country of origin and dying in late October, is equally unlike *meinertzhageni.* As far as degree of marking goes, and paleness of hue, there is no consistent difference between northern and southern skins, except that a skin from „Soudan" (i. e. Mali) is somewhat better marked than the others — more so than *airensis.*

We conclude that there is no difference between northern and southern specimens in summer, although there is a slight suggestion of such a difference in winter coat.

Five skins from Arabia are available for study; two in the British Museum, three in the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent. Two were taken in winter, two in summer, the remaining skin by its appearance is probably a winter skin. The summer skins are very pale greybuff, less bright than in most Saharan skins; the flank pattern is quite clear, but never as well-expressed as the most extreme Saharan ones; the leg-stripes, too, are rather less prominent, but the upper arm bands are similar to those from the Sahara. On the underside, the buff collar is present but poorly marked; if anything, however, the whiteness of the underside is brighter than in Saharan skins, while the feet are white, making a rapid transition from the sandy tone of the shanks rather than being buffy-toned, grading into the flank colour as in Saharan skins. Winter skins are also pale, and have correspondingly less marked flank-stripes. In both seasons, there is a less extensive and diffuse darkening on the dorsum, a smaller dark grey (rather than black) patch on the ear-tip, and a much whiter tone to the paws than in the Saharan Sand Cat: these differences are clear enough in spite of the wide individual variation in the latter. The number of tail-rings, which Hemmer (1974 b) found to distinguish *scheffeli* from *thinobia,* was examined in Arabian skins but because of mutilation in two out of the five the results were unsatisfactory; the range, from 5 to 7 (or 9) visible rings, is above that for the Saharan form but overlaps it. The existence of a real difference may be seen better by comparing the mean interval between the rings existing in adult specimens and the tail length. This is much larger in Saharan and Turkestan cats then in Arabian and Pakistani ones.

A description of the Turkestan race depends largely on the descriptions of Heptner (1970) and Heptner and Sludskij (1972), although one of us (H. H.) has been able to study three skins from the Kyzylkum in the Academy of Sciences of Kazakhstan, Alma-Ata. The pattern is almost unrecognisable in these skins; it would seem that a well-patterned morph does occur, but is very rare; the number of tail rings recognisable in adults is reduced, often only 2 or 3, but up to 6 in kittens; and, as in other races, the colour is yellower in summer, greyer in winter, and the pattern is better expressed in the young.

This survey shows that the four geographic groups are distinguishable from each other externally. Western animals tend to be brighter in colour and better marked than those from eastern areas, with a buffy collar on the throat; the Arabian race is intermediate in these respects. The paws are lighter coloured in western animals, but in this case the Arabian form is more extreme than the Saharan. The number of tail-rings is higher in both Pakistani and Arabian forms than in either Turkestan or Saharan ones. The colour differences are thus not entirely clinal, probably because the range is disjunct rather than continuous, and the cline itself is stepped not smooth.

b. Skull

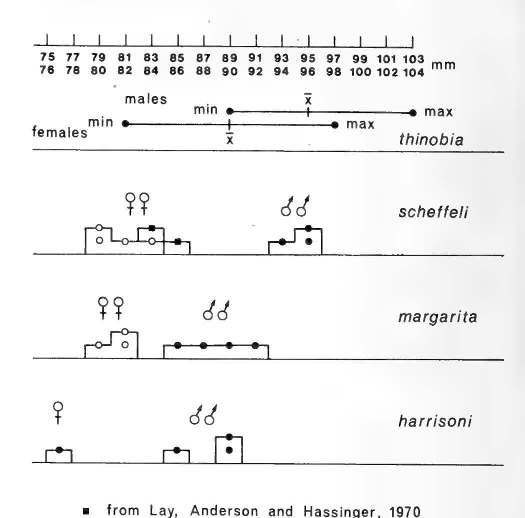


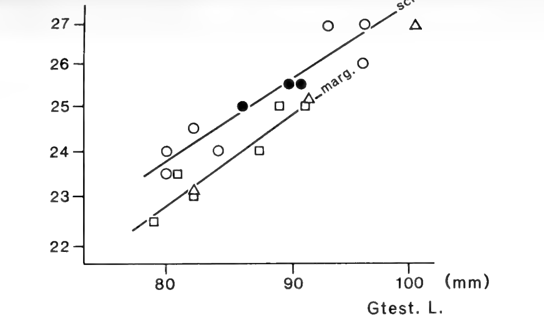
Fig. 1. Frequency distribution of greatest skull length in *Felis margarita.*

Previous authors have distinguished the larger Turkestan type from a smaller one of the other regions (Sahara, Arabia, Pakistan) (HEMMER 1974 b; SCHAUENBERG 1974). It would now appear that matters are a little more complicated than this. Fig. 1 shows that in *thinobia* both sexes are large, in *scheffeli* (personally examined skulls only! – see above) males are large, females small, in *margarita* both sexes are small, while in the Arabian race males are small, and a single female skull (measurement given by SCHAUENBERG 1974: age?) is quite diminutive. The male of *scheffeli* is similar in size to the male of *thinobia;* the female, to the female of *margarita.* This can be expressed by taking the mean female skull length as a proportion of the mean male: in *scheffeli* it is 85 %, in *thinobia* and *margarita* it is 94 and 91 respectively; in the Arabian form (only one female!) 85. Compared to *scheffeli* the measurements of *thinobia* given by HEPTNER (1970) do show a few differences apart from the degree of sexual dimorphism. In both sexes the carnassial seems to be larger: absolutely so in the female, relatively so in the male. Bulla length and breadth are not given by sex, but HEMMER (1974 b) has already shown that the individual measurements available indicate larger bullae for *scheffeli* (see also Fig. 2).

Male Saharan skulls differ considerably from one another, showing several features of evident allometry: the smaller the general skull size, the relatively smaller are the breadth measurements especially Bicanine and Interorbital breadth (Table 1; Fig. 3, 4). By contrast these allometric exponents are somewhat less than 1.00 in *scheffeli.*

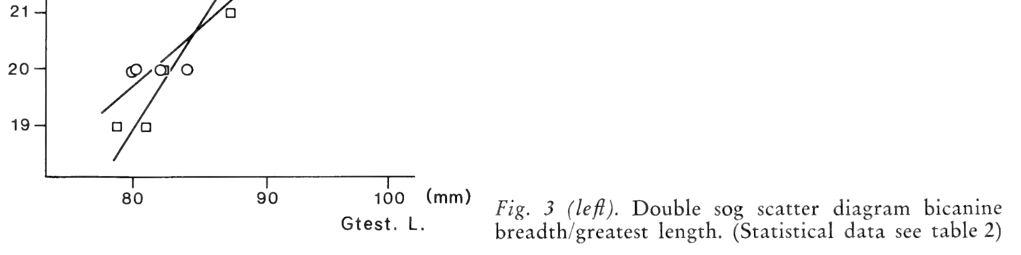
Compared to *margarita* males, the Arabian skulls (males only, Fig. 5 a) differ proportionally, with more developed occiput and bullae, and rather broader zygomata, contrasting with the slightly smaller length measurements. Compared to *scheffeli* (Fig. 5 b) much the same differences are apparent, but except for the overall size difference they are less. To this extent therefore the Arabian Sand Cat may be looked on as a scaled-down version of *scheffeli;* the latter however lacks the former's expanded occiput and zygomata, but the bullae are just as enlarged compared to skull length. Both forms have rather large carnassials.



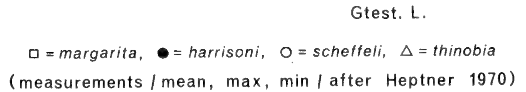


△ = *thinobia*: mean, min, max after Heptner 1970

Fig. 2. Double log scatter diagram bulla length/greatest length. (Statistical data see table 2)



□ = *margarita*, ● = *harrisoni*, ○ = *scheffeli*



□ = *margarita*, ● = *harrisoni*, ○ = *scheffeli*, △ = *thinobia*
(measurements / mean, max, min / after Heptner 1970)

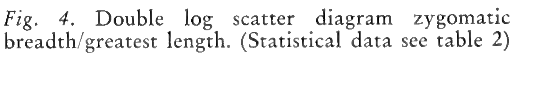


Fig. 4. Double log scatter diagram zygomatic breadth/greatest length. (Statistical data see table 2)

Fig. 3 (left). Double sog scatter diagram bicanine breadth/greatest length. (Statistical data see table 2)

Fig. 5a

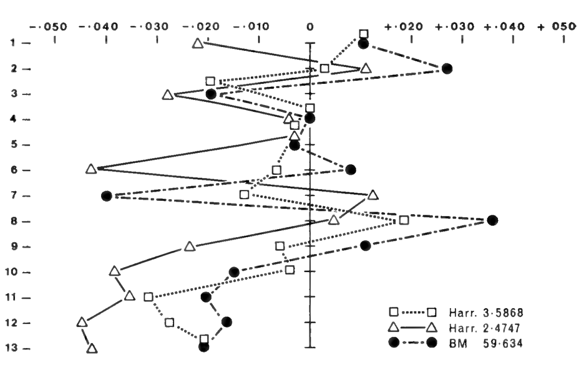


Fig. 5b

Fig. 5 (a and b). Log ratio diagrams: skull measurements as given in table 3

Revision of subspecies

Although material is rather limited, the available specimens do show a certain amount of geographical consistency in their external characters, and may be assigned to four subspecies as follows:

1. *Felis margarita margarita* Loche, 1858

1858 *Felis margarita* Loche, Rev. Mag. Zool. 10: 49. Negonca, north of Ouargla. (Variously mis-transcribed as *marginata, margaritae, margueritei, marguerittei:* Pocock 1951: 139 to 140).
1938 *Felis margarita meinertzhageni* Pocock, Proc. Zool. Soc. Lond. 43. Golea.
1938 *Felis margarita airensis* Pocock, Ann. Mag. N. H. (11) 1: 472. In-Abbangarit, west of Air.

Localities

Morocco

Beni-Ounif de Figuig (i. e. Revoil Beni Ounif), 32.03 N, 01.14 W (Heim de Balsac 1936, 1948).

Algeria

Tindouf region, 27.42 N, 08.10 W (Schauenberg 1974).
Beni Abbès, 30.11 N, 02.14 W (Schauenberg 1974; Petter pers. comm.).
Mazzer, Beni Abbès, 30.19 N, 02.16 E (MNHP 1955.87, skin only).
Hassi-In-Meguis, Tassili de l'Ahmet, 175 km NE of Ouallène, ca. 24.40 N, 02.30 E (Schauenberg 1974).
El Golea, 30.35 N, 02.51 E (BM 34.8.2.8, skin and skull, male, type of *meinertzhageni* Pocock; MNHP 1962.2933, skull, male).
Laghouat, 33.49 N, 02.55 E (MNHP 1930.83, skin and skull, female).
Negonça, N. of Ouargla, ca. 32.00 N, 05.16 E (Loche 1858, type of *margarita*).
Issebilen, 80 km E of Fort Polignac, 26.29 N, 08.01 E (Lavauden 1926).

Rio de Oro

Adrar Souttouf Mts., Armumuit oasis, 21.42 N, 15.36 W (MNHP 1973.290, skin and skull, female).

Mali

"Soudan" (coll. Lieut. Talat) (MNHP 1886.1186, skin, sex unknown).

Niger

In-Abbangarit, 800—1000 ft., san dunes west of Air, 17.54 N, 06.03 E (BM 39.1673, skin and skull, female, type of *airensis* Pocock).

Touaret, 500 m, 20.17 N, 07.08 E (BM 67.1429, skin and skull, juv. male).

Diagnosis: size small in both sexes, skull relatively narrow with relatively small bullae, small carnassials, low narrow occiput; high values of allometric exponents for breadth measurements/greatest length. Colour relatively bright; well marked, with buffy-white paws, buffy collar on throat, 2—6 tail rings.

2. *Felis margarita thinobia* (Ognev, 1926)

1927 *Eremaelurus thinobius* Ognev. Ann. Mus. Zool. Acad. St. Petersb., 27:356. Repetek, Turkmenia.

Localities: in Heptner (1970), Heptner and Sludskij (1972), Schauenberg (1974). Distribution extends over Karakum, Kyzylkum and Pattakum.

Diagnosis: size large in both sexes; skull relatively broad with low narrow occiput and relatively small bullae, but large carnassials. Allometric exponents for breadth measurements vs. greatest length apparently intermediate between *margarita* and*scheffeli*. Colour darker, greyer than *margarita*, with reduced markings; tail-rings 2—3 up to 6 in kittens.

Remarks: in the absence of original measurements, except for a few from Ognev (1935), this race cannot be fully compared to others in its skull characters.

3. *Felis margarita scheffeli* Hemmer, 1974

1974 *Felis margarita scheffeli* Hemmer, Zschr. Kölner Zoo, 17:14 (Feb. 1974); Senckenb. Biol. 55:29 (July 1974).

Localities: Nushki, Pakistan.

Diagnosis: males large in size, females small (on our data); skull broad with very large bullae but carnassials not as large as *thinobia*, and occiput not expanded. Relatively low values for allometric breadth/length exponents. Colour usually resembling previous race, but occurrence of more strongly marked individuals seems more frequent; more than 8 tail rings at least in kittens.

Remarks: compared to *margarita* this race (Table 1, Figs. 2, 3, 4, 5 b) has a relatively larger bulla, average greater breadths in facial region of skull, but lower values of allometric exponents of these measurements vs. greatest length.

4. *Felis margarita harrisoni* ssp. n.

Type locality: northern edge of Umm as Samin, Oman, 21.55 N, 55.50 E.

Holotype: Harrison Zoological Museum no. 2.4747, skin and skull, adult male, collected 2. 7. 67. To be transferred to British Museum (Natural History).

Paratype: BM. 59.634, adult male skin and skull; from an animal captured at about 6 months old, lived in London zoo from 25. 4. 52 to 19. 10. 59; from Beihan, western Aden Protectorate (now South Yemen), 150 mi. north of Aden, within a few miles of (North) Yemen frontier. Living animal figured by Haltenorth (1953 a) and Harrison (1968), skin and skull figured by Harrison (1968).

Origin of name: in honour of David L. Harrison, M. A., M. B., B. Ch., Ph. D., F. L. S., F. Z. S.; Curator of Mammals, Harrison Zoological Museum, Sevenoaks, Kent, England; author of three-volume monograph, The Mammals of Arabia.

Localities: Umm as Samim (type); Beihan (paratype); east part of Rub al Khali, Ramlat al Ghafa, 21.00 N, 55.00 E (BM. 48.414, skin only); Qatar, near Abu Dhabi frontier (Harrison Museum 3.5868, skin and skull, young adult); 20 km southwest of 'Ibri (40 km west of Wadi Alayn on Sunainah track), Oman (Harrison Museum 1.4519, skin only). A few additional records in Schauenberg (1974). Assigned to this race provisionally, a living specimen from the Sinai desert, in Zoological Institute of Tel Aviv University: photos seen by H. H.

Diagnosis: males small, female (one skull only, recorded by Schauenberg 1974) diminutive; skull broad with large bullae, high broad occiput, large carnassials. Colour more as nominate race with bright hue, well-expressed pattern etc., but even more sharply marked: less extensive and diffuse darkening on dorsal surface, clean white paws with relatively sharp transition to buff of legs; 5 to 7 tail rings in adults; but ear patch smaller, less dark.

Remarks: even given the high values for the allometric exponents in *margarita, harrisoni* is none the less extremely broad. The bulla is much larger. Compared to *scheffeli* also, *harrisoni* is broader, especially as regards becanine breadth and occipital breadth. A calculation of indices shows:
Bicanine br./Gtest. l. — *scheffeli* 24.4 $\pm$ 0.6; *harrisoni* 27.1 $\pm$ 0.8; $t = 6.07$, $p < 0.01$.
Occip. br./Gtest l. — *scheffeli* 26.5 $\pm$ 0.8; *harrisoni* 29.5 $\pm$ 1.2; $t = 4.70$, $p < 0.01$
(Index in *margarita* = 26.4 $\pm$ 2.4).

Relationship between subspecies

Skull length-breadth indices (bizygomatic breadth) of the four are as follows:

F. m. margarita	74.9 ± 2.0	(6)
F. m. thinobia	75.9	(29) (from means given by HEPTNER 1970)
F. m. scheffeli	75.9 ± 2.3	(7)
F. m. harrisoni	79.5 ± 3.0	(3)

In comparison with *harrisoni*, Student's t for *margarita* = 2.77 ($p < 0.05$), for *scheffeli* = 2.03 (p just > 0.05). Clearly, in the habitat series (above, under "Relationships of *Felis margarita*") where increasing skull breadth correlates with increasing habitat aridity, *harrisoni* ranks as the most highly specialised race of this species. The hypertrophied bulla is another indicator of specialisation, and so probably is the large carnassial. *F. m. scheffeli* is intermediate (breadth and carnassials as *margarita*, bulla as *harrisoni)*, and *F. m. thinobia* rather less so (carnassials only enlarged). As far as the skin pattern goes, the two eastern races are more specialised, with greater reduction of the pattern and paler colouration; but again between the two western races *harrisoni* is on the whole more desert-adapted with the greater amount of white on the extremities.

Probably the ancestral form of the species most closely resembled *F. m. margarita;* from this a radiation of more specialised forms arose, with *thinobia* and *scheffeli* acquiring a more intensely eremial pattern of skin and *harrisoni* of skull.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the assistance of D. KOCK (Frankfurt), J. E. HILL (London), F. PETTER (Paris) and D. L. HARRISON (Sevenoaks) in studying the specimens under their charge; W. SCHEFFEL's (Maintal) kindness and cooperation in permitting us to study his living Sand Cats is much appreciated. Mrs. JOAN GOODRUM drew the figures.

Summary

The Sand Cat, *Felis margarita*, is a highly desert-adapted species, phylogenetically related in all probability to *Felis chaus* on the one side and *Felis silvestris* on the other. Its age, sex, seasonal and individual variations are described, and on this basis comparisons are made between the four geographical variants which are all recognised as subspecies (one of them newly described).

Zusammenfassung

Bemerkungen über die Sandkatze, Felis margarita Loche, 1858

Die Sandkatze, *Felis margarita*, ist eine in hohem Maße an das Wüstenleben angepaßte Art, die verwandtschaftlich aller Wahrscheinlichkeit nach zwischen der Rohrkatze, *Felis chaus*, und der Wildkatze, *Felis silvestris*, steht. Ihre Variabiltät wird im Hinblick auf jahreszeitliche und Altersveränderungen, auf den Sexualdimorphismus und auf individuelle Verschiedenheiten studiert. Eine auf dieser Basis durchgeführte vergleichende Betrachtung der vier geographischen Formen erlaubt, diesen jeweils den Rang von Unterarten zuzuerkennen, von denen eine neu beschrieben wird.

References

HALTENORTH, T. (1953 a): Lebende arabische Sandkatze *(Felis margarita* Loche, 1858). Säugetierkundl. Mitt. **1**, 71—73.
— (1953 b): Die Wildkatzen der Alten Welt. Leipzig: Geest und Portig.
HARRISON, D. L. (1968): The Mammals of Arabia. Vol. 2. London: E. Benn Ltd.
HAYMAN, R. W. (1952): Sand Cat from Arabia. Zoo Life. Lond. **7**, 99—101.

Heim de Balsac, H. (1936): Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. Bull biol. Fr. Belg. Suppl. **21,** 1—446.

Hemmer, H. (1974 a): Studien zur Systematik und Biologie der Sandkatze (*Felis margarita* Loche, 1858). Zt. d. Kölner Zoo **17,** 11—20.

— (1974 b): *Felis margarita scheffeli,* eine neue Sandkatzen-Unterart aus der Nushki-Wüste, Pakistan. Senckenberg. biol. **55,** 29—34.

Heptner, W. G. (1970): Die turkestanische Sicheldünenkatze (Barchankatze), *Felis margarita thinobia* Ogn., 1926. D. Zool. Garten **39,** 116—128.

Heptner, W. G.; Dementiev, G. (1936): Sur les relations mutuelles et la position systématique des chats désertiques *Eremaelurus thinobius* Ognev et *Felis margarita* Loche. Mammalia **1,** 227—241.

Heptner, W. G.. Sludskij, A. A. (1972): Mlekopitajuščie Sovetskogo Sojuza, T. **2,** 2, Chiščnye (Gieny i Koški). Moskva: Vysšaja skola.

Jotterand, M. (1971): La formule chromosomique de quatre espèces de Felidae. Revue suisse Zool. **78,** 1248—1251.

Kurten, B. (1965): On the evolution of the European Wild Cat, *Felis silvestris* Schreber. Acta Zool. Fennica **111,** 1—29.

Lay, D. M.; Anderson, J. A. W.; Hassinger, J. D. (1970): New records of small mammals from west Pakistan and Iran. Mammalia **34,** 98—106.

Ognev, S. I. (1926): A new genus and species of cat from the Transcaspian region. Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. USSR **27,** 356—362.

Pocock, R. J. (1938 a): A new race of the Sand-Cat *(Felis margarita).* Ann. Mag. Nat. Hist. **11,** 472—476.

— (1938 b): The Algerian Sand-Cat *(Felis margarita* Loche). Proc. Zool. Soc. London **108 B,** 41—46.

— (1939): The Fauna of British India. Mammalia. Vol. I. London: Taylor and Francis Ltd.

— (1951): Catalogue of the genus *Felis.* British Museum (Nat. Hist.), London.

Schauenberg, P. (1974): Données nouvelles sur le Chat des sables "*Felis margarita*" Loche, 1858. Revue suisse Zool. **81,** 949—969.

Weigel, I. (1961): Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. Säugetierkundl. Mitt. **9,** Sonderh., 1—98.

Authors' addresses: Prof. Dr. Helmut Hemmer, Institut für Zoologie, Johannes-Gutenberg-Universität, Saarstraße 21, D-6500 Mainz, Germany; Dr. Peter Grubb, Department of Zoology, University of Ghana, P. O. Box 67, Legon, Accra, Ghana; Dr. Colin P. Groves, Department of Prehistory and Anthropology, The Australian National University, Box 4 P. O., Canberra, A. C. T., Australia

Über die Verankerung des Stapes im Ohr der Cetacea und Sirenia

Von G. Fleischer

Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Tübingen
Konstruktions-Morphologie Nr. 54

Eingang des Ms. 15. 9. 1975

Einführung und Problemstellung

Das Gehörorgan der Cetaceen und Sirenen erweckte schon früh besonderes Interesse, jedoch faßte man es vorwiegend als Kuriosität auf, da die Teile sehr stark von den bekannten Gehörorganen anderer Säuger abweichen. Zudem war man mit den Problemen des Hörens unter Wasser nur wenig vertraut. Aus der Vielzahl der Arbeiten seien Hyrtl (1844), Claudius (1858, 1867), Doran (1878), Beauregard (1894) und Boenninghaus (1904) genannt. Jener Zeit entstammt auch die falsche Meinung, der Stapes der Wale, Delphine und Seekühe sei mit dem Perioticum verwachsen. Dieser Fehler, der wohl auf Hyrtl (1844) zurückgeht, wird leider bis heute immer wieder übernommen. Nach längerer Pause rückte das Gehörorgan der Cetaceen ziemlich unvermittelt in den Brennpunkt der Forschung, nachdem Kellogg und Kohlert (1952) erste sichere Anzeichen für die Echo-Orientierung der Delphine erbrachten. Basierend auf besserem, theoretischem Verständnis erschien eine ganze Reihe morphologischer Arbeiten: Yamada (1953), Fraser und Purves (1954, 1960), Reysenbach de Haan (1957), Purves und van Utrecht (1963), Purves (1966), Robineau (1965), Giraud-Sauveur (1969), Wever et al. (1971), Fleischer (1973b, 1974a, 1975a) und Kasuya (1973). Ein Überblick über den grundsätzlichen Bau des Gehörorgans dieser Tiere wurde dabei schrittweise erarbeitet, jedoch sind metrische Daten nur sehr spärlich vorhanden. Diese sind aber notwendig, um die gängigen Modelle der Hörtheorie an diesen, teilweise hochspezialisierten Sinnesorganen testen zu können. Die vorliegende Arbeit soll morphologische Feinstrukturen darstellen und Meßwerte liefern, sowie deren Beziehung zur Hörfähigkeit aufzeigen.

Material und Methode

Untersucht wurden Gehörorgane folgender Tiere, wobei in Klammern die Anzahl von der betreffenden Art angegeben ist.

Odontoceti:

Phocaena sp. (2)
Stenella sp. (3)
Globicephala melaena (4)
Physeter macrocephalus (2)
Delphinus sp. (2)
Tursiops truncatus (4)
Kogia breviceps (3)
Hyperoodon ampullatus (2)

Mysticeti:

Balaenoptera acutorostrata (3)
Balaenoptera musculus (2)
Balaena mysticetus (3)
Eubalaena glacialis (1)
Balaenoptera physalus (3)
Megaptera novaeangliae (1)
Balaena sp; O. Miozän (1)

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 304—317

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Sirenia:

Halicore dugong (3) *Manatus inungius* (3)
Hydrodamalis gigas (1)

Bei einigen Präparaten konnten nicht alle Meßdaten gewonnen werden, da sie durch vorhergehende Untersuchungen bereits verändert waren. Das Material wurde einer Wasser-Mazeration unterzogen, oder die Weichteile wurden durch Papain-Lösung verdaut. Vor Herstellung dieser Skelett-Präparate wurden die Weichteile bei Binokularvergrößerung untersucht. Die Präparate für das Raster-Elektronenmikroskop (= REM) wurden im Vakuum mit Kohle und Gold-Palladium bedampft, in der üblichen Weise. Längen und Flächen wurden mit Binokular, mittels eines geeichten Okular-Mikrometers, ermittelt. Die Vergrößerung der REM-Bilder wird vom Gerät mit angegeben.

Morphologie

Wie bei anderen Säugetieren wird auch bei Cetaceen und Sirenen der Stapes durch das ringförmige Ligamentum annulare in der Fenestra vestibuli (= Fen. ovalis) befestigt. Eine Verwachsung von Stapes und Perioticum kommt nicht vor. Dies gilt für eine wesentlich größere Artenzahl als oben angegeben, da das auf Beobachtungen beruht, die im Laufe mehrerer Jahre in einer größeren Anzahl von Sammlungen gemacht wurden. Die Befestigung des Stapes mittels Lig. annulare (Abb. 1) ist jedoch sehr fest, so daß der Steigbügel bei der anatomischen Präparation den Eindruck erweckt, er sei unbeweglich. Dies beruht darauf, daß der Spalt zwischen Stapes und Perioticum sehr eng und die Insertionsfläche des Lig. annulare (Abb. 1) sehr groß ist.

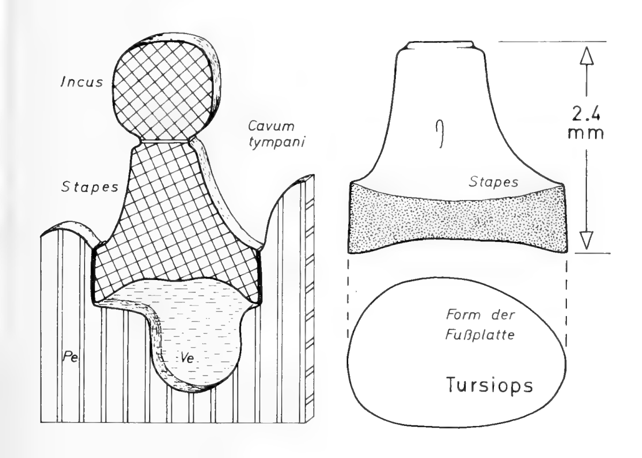


Abb. 1. Blockbild des Stapes und seiner Verankerung in der Fenestra vestibuli links: gezeichnet nach den Verhältnissen bei Delphinen), sowie Form des Stapes und seiner Fußplatte bei *Tursiops truncatus* (rechts). Die Insertionsfläche des Lig. annulare ist punktiert. Pe — Perioticum; Ve — Vestibulum.

Die Knochensubstanz der Steigbügel ist bei beiden Gruppen sehr dicht, wobei sie bei den Odontoceti am höchsten ist und Werte um 2,6 g/cm³ erreicht. Die Konsistenz dieses Knochens läßt sich am besten mit Porzellan vergleichen. Zerbricht man das gesamte (ebenso harte) Perioticum mit einer starken Zange, so reißt das Lig. annulare den außerordentlich festen Stapes auseinander (Abb. 2), anstatt selbst zu zerreißen, falls die Bruchstelle durch die Fen. vestibuli zieht. Infolge der Festigkeit dieser Verankerung ist es nicht möglich am Weichteil-Präparat den Stapes aus dem ovalen Fenster zu ziehen. Gelegentlich ist zudem die Insertionsfläche des Lig. annulare konisch in der Art, daß sie am vestibularen Ende den größten Durchmesser aufweist. In solchen Fällen läßt sich auch nach der Mazeration der Stapes nicht ohne Beschädigung entnehmen.

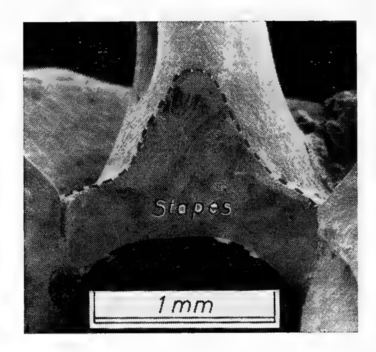


Abb. 2. REM-Aufnahme eines Stapes von *Tursiops truncatus* in der Fen. vestibuli. Beim erzwungenen Bruch des Perioticums hat das Lig. annulare ein Stück des Stapes abgerissen. Die Grenze der Bruchfläche ist gestrichelt. Der Stapes ist völlig kompakt im Innern. Orientierung wie in Abb. 1

Es erhebt sich naturgemäß die Frage, wie eine solche feste Verbindung zustande kommt. Nach Verdauen der Weichteile und bei Untersuchung mit dem REM (=Raster-Elektronenmikroskop) zeigt sich, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes ein starkes Relief aufweist (Abb. 3). Es handelt sich dabei um ein ziemlich regelmäßiges Muster von Vertiefungen mit einem Durchmesser von etwa 10 µm. Die gesamte Insertionsfläche ist so gebaut. Betrachtet man die Kante eines Querbruches durch diese Fläche, bei stärkerer Vergrößerung (Abb. 4), so sieht man, daß die Insertionsfläche sehr stark zerklüftet ist, und zwar bis hinab zu Strukturelementen im Bereich von unter 0,1 µm. Offenbar handelt es sich um eine ungemein starke Oberflächenvergrößerung zur Verankerung der Fasern des Lig. annulare. Letzteres inseriert sowohl am Stapes wie am Perioticum, und eine Untersuchung dieser Insertionsfläche am Rand der Fen. vestibuli zeigt, daß auch dort dieselbe Struktur ausgebildet ist (Abb. 5). Auf dem linken Photo ist deutlich zu sehen, daß die gesamte Oberflächenvergrößerung auf eine bestimmte Zone (die Insertionsfläche) beschränkt ist, während außerhalb davon „normale“ Knochenoberfläche vorliegt. Die Seite zum Mittelohr hin ist oben, die zum Vestibulum hin unten im Bild. Allgemein läßt sich sagen, daß eine derartig spezialisierte Oberfläche nur dort vorkommt, wo das Lig. annulare inseriert.

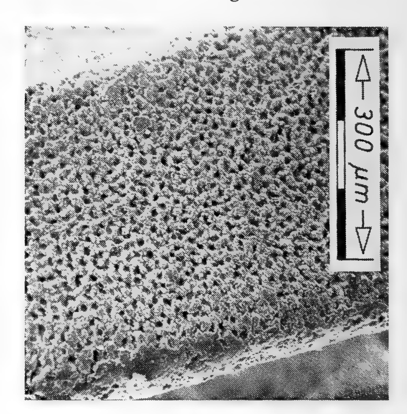


Abb. 3. REM-Aufnahme der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Tursiops truncatus.* Orientierung wie in Abb. 1

Die Präparate für die Abbildungen 3 bis 5 stammen von *Tursiops,* dem wohlbekannten „Flipper“, doch sind derartige Strukturen bei Odontoceti allgemein verbreitet (Abb. 6). Zwar sind kleine Unterschiede zwischen den Arten festzustellen, doch ist das Bauprinzip überall dasselbe. Bei den Mysticeti (Abb. 7) ist ebenfalls eine Vergrößerung der Oberfläche festzustellen, doch ist sie nicht so ausgeprägt wie bei den Odontoceti. Der Querbruch bei *Balaena mysticetus* zeigt außerdem die Knochenstruktur des Stapes, welche von derjenigen der Odontoceti (Abb. 4) abweicht. Ein so regelmäßiges Muster, wie bei den Odontoceti, ist bei den Mysticeti nicht ausgebildet.

Die Sirenia besitzen ebenfalls eine besonders strukturierte Insertionsfläche des Lig. annulare (Abb. 8), jedoch ist diese nicht so spezialisiert wie bei den Odontoceti. Auch hier ist die Insertionsfläche an der Fen. vestibuli so gebaut wie die am Stapes. Daß Cetacea und Sirenia nicht die einzigen Säuger mit so spezialisierten Insertionsflächen sind, soll *Erignathus* zeigen (Abb. 8). Auch terrestrische Säuger besitzen besondere Insertionsflächen, jedoch würde das hier zu weit führen.

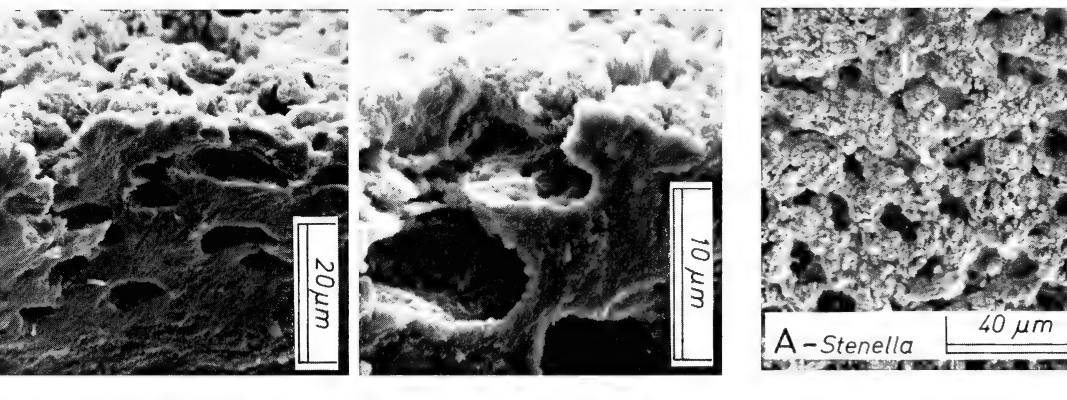


Abb. 4. REM-Aufnahme eines Bruches durch die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Tursiops truncatus.* Die Insertionsfläche ist jeweils oben, die Bruchfläche unten im Bild

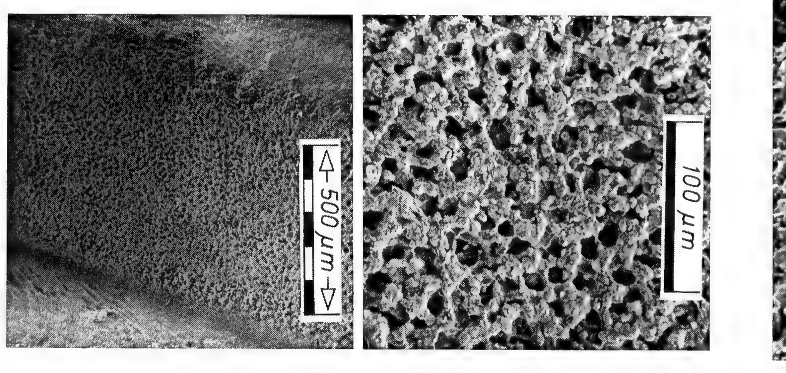


Abb. 5. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare an der Fen. vestibuli von *Tursiops truncatus.* Links: Übersicht; rechts vergrößerter Ausschnitt



Abb. 6. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Stenella* sp. und von *Globicephala melaena.* Der Blickwinkel ist etwas verschieden

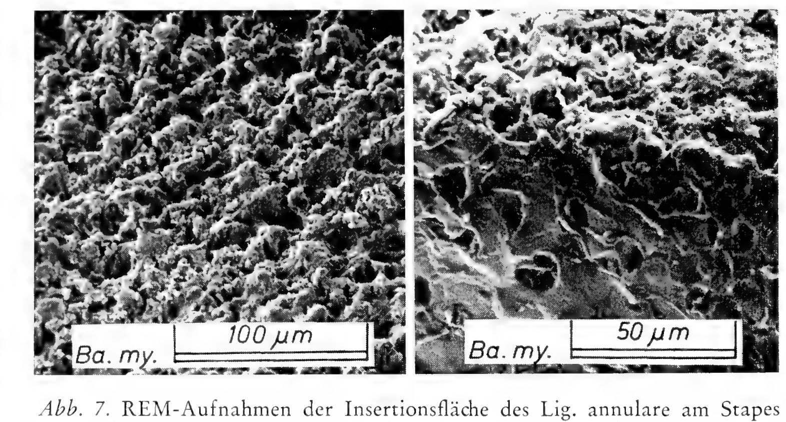


Abb. 7. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Balaena mysticetus.* Links: Aufsicht. Rechts: Querbruch. Der Stapes ist nicht so kompakt im Innern, wie bei den Odontoceti

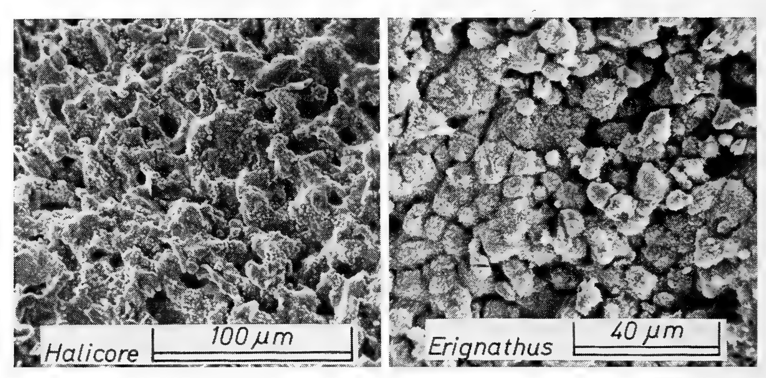


Abb. 8. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Halicore dugong* (Sirenia) und von *Erignathus barbatus* (Phocidae).

An dieser Stelle sollen die Steigbügel der verschiedenen Arten, samt ihren Insertionsflächen, vergleichend dargestellt werden. Zunächst ist ein Überblick angebracht, der auf einigen repräsentativen Arten beruht (Abb. 9). In der oberen Reihe sind die Steigbügel in gleicher Vergrößerung dargestellt. Das Gewicht ist jeweils oberhalb, die Gesamtfläche der Insertion des Lig. annulare unterhalb angegeben. Die Insertionsflächen sind punktiert. Die untere Reihe zeigt dieselben Objekte, jedoch auf gleiche Länge gebracht. Wie man sieht variiert die Breite der Insertionsfläche bei ein und demselben Objekt. Die Fußplatte ist stets oval, also mehr oder weniger elliptisch. An der Schmalseite ist die Insertionsfläche am breitesten, dazwischen, d. h. irgendwo an den Breitseiten, ist sie am schmalsten. Um die Gesamtfläche festzustellen, wurden die beiden (sich etwa gegenüberliegenden) breitesten Stellen der Insertionsfläche gemessen sowie die beiden (sich ebenfalls etwa gegenüberliegenden) schmalsten Stellen. Aus diesen vier Breiten wurde die durchschnittliche Breite ermittelt, die dann mit dem Umfang der Fußplatte multipliziert wurde. Letzterer Wert wurde so festgestellt,

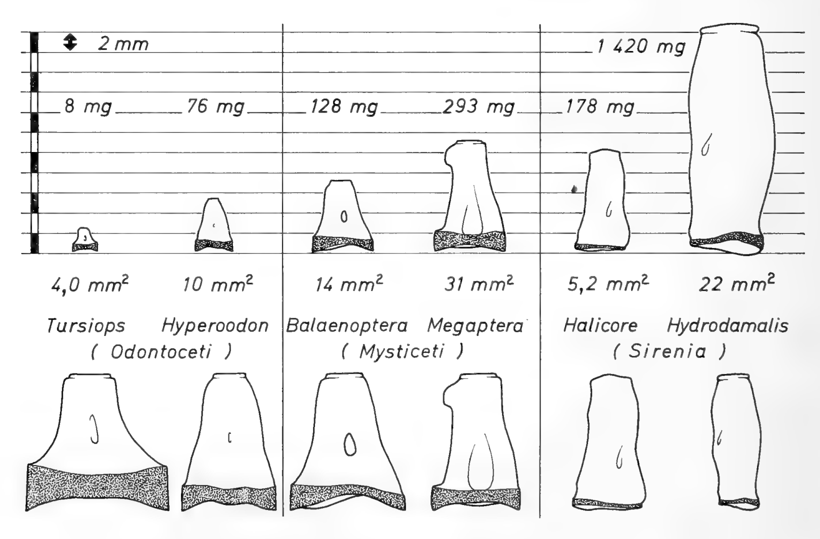


Abb. 9. Einige Stapedes repräsentativer Arten. Die Insertionsfläche ist punktiert. Obere Reihe: Stapedes bei gleicher Vergrößerung. Die Zahlenwerte geben das Gewicht sowie die Größe der Insertionsfläche an. Untere Reihe: Stapedes auf gleiche Länge gebracht. Bei dem kleineren Mysticeten handelt es sich um *Balaenoptera acutorostrata.*

daß zunächst Länge und Breite der Fußplatte gemessen wurden, wonach der Umfang errechnet wurde unter der Annahme, die Form der Fußplatte sei eine Ellipse. Die später noch zu behandelnde Fläche der Fußplatte wurde aus denselben Daten ermittelt, wobei ebenfalls die Fußplatte als Ellipse behandelt wurde. Die dadurch auftretenden Fehler sind gering und in jedem Fall im Rahmen der ohnehin vorhandenen Meßungenauigkeit. Gemessen wurde mit einem geeichten Okularmikrometer bei Vergrößerungen von 10× bis 50×. Intraspezifische Variabilität wurde in Abb. 9 nicht berücksichtigt, d. h. die Werte beziehen sich auf einen bestimmten Stapes.

Die Unterschiede im Gewicht sind eindrucksvoll: der Stapes von *Hydrodamalis* ist 177mal so schwer wie der von *Tursiops. Hydrodamalis* hat den schwersten Steigbügel der Säuger. Die Insertionsfläche nimmt mit der Größe irgendwie zu, jedoch hat der schwerste Steigbügel nicht die größte Insertionsfläche. Die Darstellung in der unteren Reihe macht deutlich, daß die kleinen Steigbügel, im Verhältnis zu ihrer Masse, eine weit größere Insertionsfläche aufweisen. Auch die Unterschiede in der Form sind beachtlich. Bei *Tursiops* und anderen Delphinen besteht der Stapes fast ausschließlich aus der Region der Insertionsfläche sowie einer massearmen Verbindung zur Gelenkfläche mit dem Incus. Bei den Großformen und besonders bei allen Sirenen, spielt die Region der Insertionsfläche nur eine untergeordnete Rolle. Die Verbindung

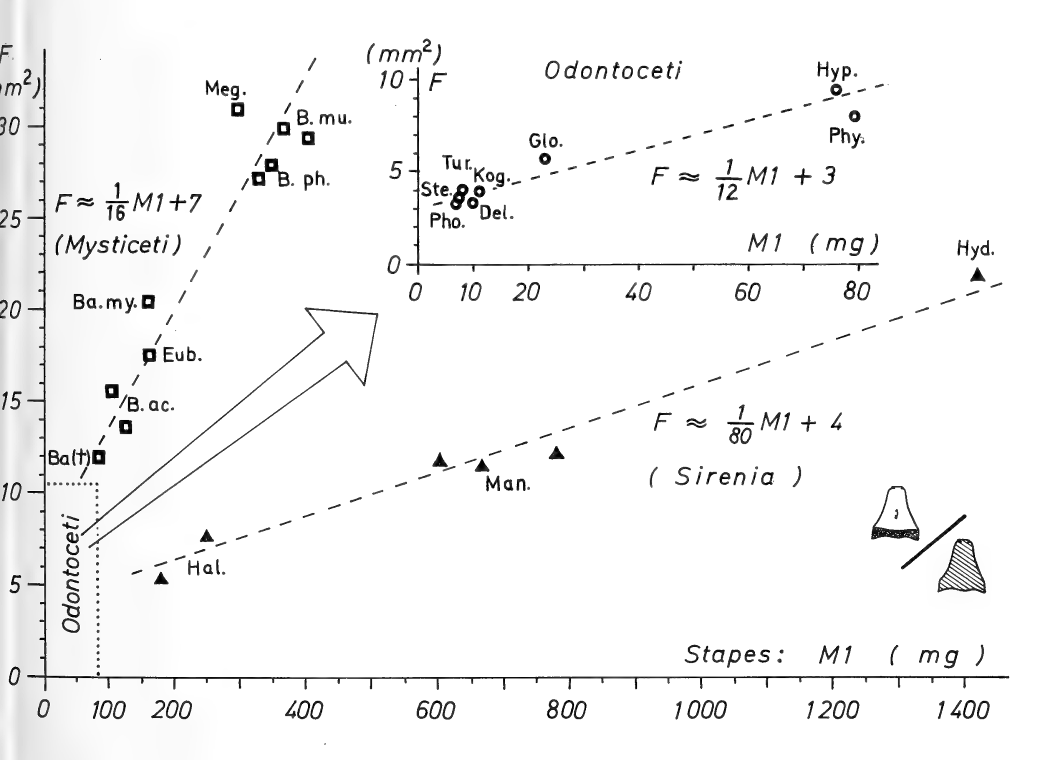


Abb. 10. Beziehungen zwischen dem Gewicht des Stapes (M1) und der Größe der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes (F). Ste. — *Stenella* sp.; Pho. — *Phocaena* sp.; Del. — *Delphinus* sp.; Kog. — *Kogia breviceps;* Tur. — *Tursiops truncatus;* Glo. — *Globicephala melaena;* Hyp. — *Hyperoodon ampullatus;* Phy. — *Physeter macrocephalus;* Ba (†) — *Balaena* sp., O. Miozän; Eub. — *Eubalaena glacialis;* Ba. my. — *Balaena mysticetus;* B. ac. — *Balaenoptera acutorostrata;* B. ph. — *Balaenoptera physalus;* B. mu. — *Balaenoptera musculus;* Meg. — *Megaptera novaeangliae;* Hal. — *Halicore dugong;* Man. — *Manatus inunguis;* Hyd. — *Hydrodamalis gigas*

zur Gelenkfläche mit dem Incus (ein echtes Capitulum ist nicht ausgebildet) ist massiv und besonders bei den Sirenia mit zusätzlicher Masse belastet.

Vernachlässigt man die Formunterschiede und trägt die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes auf, im Verhältnis zum Gewicht des Stapes, so ergibt sich Abb. 10. Die Werte für die Mysticeti und die Sirenia sind in dieselben Koordinaten eingetragen, während die Werte der Odontoceti in das kleine, eingesetzte Diagramm eingetragen sind. Bei letzterem ist der Maßstab der aufgetragenen Gewichte vergrößert, um eine bessere Übersichtlichkeit zu erreichen. Aus demselben Grund wurde bei Odontoceti jeweils nur ein Wert für eine Art eingetragen.

Trotz einer gewissen Streuung ist ersichtlich, daß sich die Werte durch eine Gerade näherungsweise darstellen lassen, jedoch ist klar, daß sich Odontoceti, Mysticeti und Sirenia unterschiedlich verhalten. Bei allen drei Gruppen besteht eine lineare Beziehung zwischen dem Gewicht des Stapes und der Insertionsfläche des Lig. annulare, wobei die Insertionsfläche negativ allometrisch wächst, im Verhältnis zum Gewicht. Bei den Sirenia wächst sie mit $^1/_{80}$ des Gewichts, bei den Mysticeti mit $^1/_{16}$ und bei den Odontoceti mit $^1/_{12}$. Die beiden Cetaceen-Gruppen verhalten sich dabei relativ ähnlich, während die Sirenia stark davon abweichen. Die Unterschiede zwischen den drei Gruppen sind so, daß sich die Werte (zumindest bei rezenten Arten) nicht überschneiden. Unter den Mysticeti könnte höchstens *Caperea* in die Nähe der Werte von Odontoceten kommen, wobei eine Verwechslung ausgeschlossen ist, bei Einbeziehung anderer Parameter. Weiter ist festzustellen, daß sowohl das Gewicht des Stapes, als auch die Insertionsfläche, mit dem Körpergewicht zunehmen, jedoch bei Odontoceti, Mysticeti und Sirenia in offensichtlich unterschiedlicher Weise. Auf Einzelheiten soll hier nicht eingegangen werden.

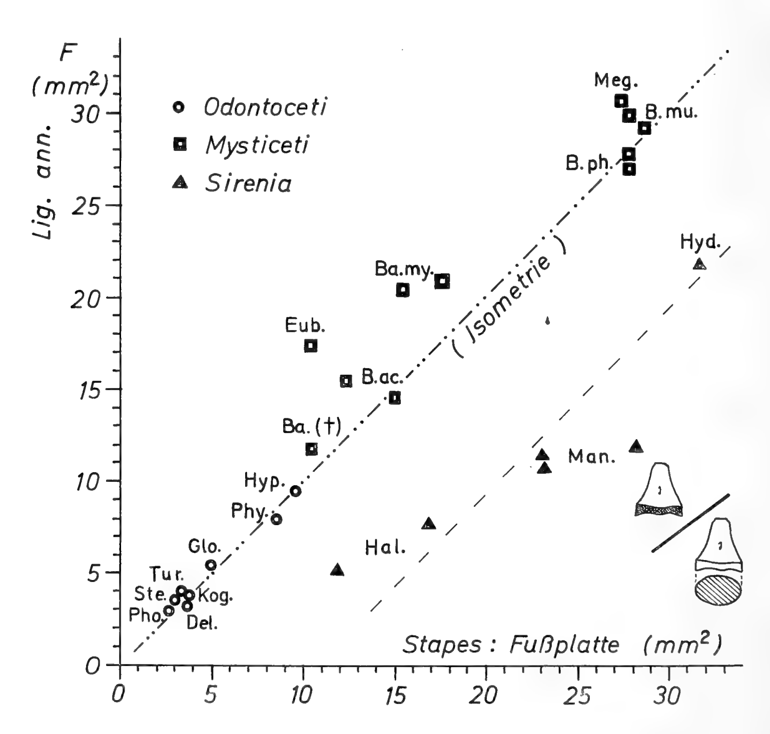


Abb. 11. Beziehung zwischen der Fläche der Fußplatte und der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes. Abkürzung der Artnamen wie in Abb. 10.

Das Lig. annulare verankert den Stapes. Letzterer hat nicht nur eine Masse, sondern auch eine funktionell wichtige Fläche, nämlich die Fläche der Fußplatte, mit welcher die Flüssigkeit des Innenohres in Bewegung gesetzt wird. Es stellt sich folglich die Frage nach der Beziehung zwischen der Insertionsfläche und der Fläche der Fußplatte. Wie erwähnt wurde letztere bei der Errechnung der Fläche als Ellipse betrachtet. Die Beziehung zwischen beiden Werten ist in Abb. 11 dargestellt. Mit guter Näherung läßt sich sagen, daß beide Werte isometrisch wachsen. Die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes ist etwa so groß wie die Fläche der Fußplatte, wobei das nur für die Cetaceen gilt. Die Sirenia weichen dergestalt davon ab, daß bei ihnen die Fußplatte stets wesentlich größer ist, als die Insertionsfläche des Lig. annulare. Die umgekehrte Abweichung ist bei den beiden Balaeniden festzustellen: bei ihnen ist die Insertionsfläche größer als die Fußplatte. Bei den Sirenia ist allerdings aufgrund des geringen Materials nicht sicher, ob die Werte um eine Gerade variieren, oder ob z. B. eine Parabel eine bessere Näherungskurve wäre. Bei den Cetaceen scheinen Mysticeti und Odontoceti derselben Regelmäßigkeit zu folgen.

Diskussion

Am besten ist die Literatur über das Lig. annulare des Menschen, wobei es sich um histologische Untersuchungen handelt: Eysell (1870), Davies (1948), Brunner (1954), Wolff et al. (1971), Anson und Donaldson (1973) und andere. Kobrak (1948) wies auf die elastischen Eigenschaften dieser Verbindung hin. Békésy (1942) konnte mittels eines Gewichtes von 320 g den Stapes am menschlichen Leichenpräparat aus der Fen. vestibuli ziehen. Glaninger (1961) benötigte bei ähnlichen Versuchen am Menschen nur 162 g bis 177 g. Histologische Untersuchungen, die wenigstens teilweise die Befestigung des Stapes mit einbeziehen, wurden ausgeführt von Kobayashi (1955), Henson (1961), Webster (1961), Pye und Hinchcliffe (1968), Hinchcliffe und Pye (1969). Untersuchungsobjekte waren fast ausschließlich Kleinsäuger (Insektivoren, Nager, Microchiropteren). Ramprashad et al. (1972) bringen einen Schnitt durch das Lig. annulare von *Pagophilus* (Phocidae). Die Befestigung des Stapes von *Phocaena* wurde von Reysenbach de Haan (1957) und desjenigen von *Tursiops* von McCormick et al. (1970) histologisch untersucht und abgebildet.

Bei all diesen Untersuchungen werden gelegentlich Daten über Dicke des Lig. annulare und Länge der Fasern angegeben, eine vergleichende Untersuchung dieser Parameter wurde jedoch noch nicht durchgeführt. Die Literaturwerte sind auch schlecht zu vergleichen, da die Schnitte nicht gleich liegen und zudem verschiedene Präparationsweisen angewandt wurden, so daß die Einflüsse möglicher Schrumpfungen nicht abzuschätzen sind. Eine zusätzliche Schwierigkeit besteht darin, daß die meisten histologischen Arbeiten keine Angaben über das Gewicht des Stapes enthalten. Vergleichbare Diagramme wie in Abb. 10, 11 liegen in der Literatur nicht vor, auch nicht für andere Säugetiergruppen.

Aus Abb. 10 ist ersichtlich, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare negativ allometrisch mit der Masse des Stapes wächst. Da es sich um eine Fläche handelt, die eine Masse verankert, ist das Ergebnis überraschend. Bei linearer Vergrößerung des Stapes würde die Insertionsfläche mit der zweiten, das Gewicht aber mit der dritten Potenz zunehmen. Dadurch entstünde eine zunehmend ungünstigere Relation von Fläche zu Gewicht. Um gleiche Festigkeit zu erreichen, müßte die Fläche mit M1 $^{(3/2)}$ anwachsen, was jedoch nicht der Fall ist. Die Interpretation soll anhand eines Modells erfolgen.

Der Stapes-Komplex stellt ein Masse-Feder-Masse-System dar, Abb. 12. Eine kleine Masse M1 (= Stapes) ist mittels einer elastischen Verbindung (dem Lig. annu-

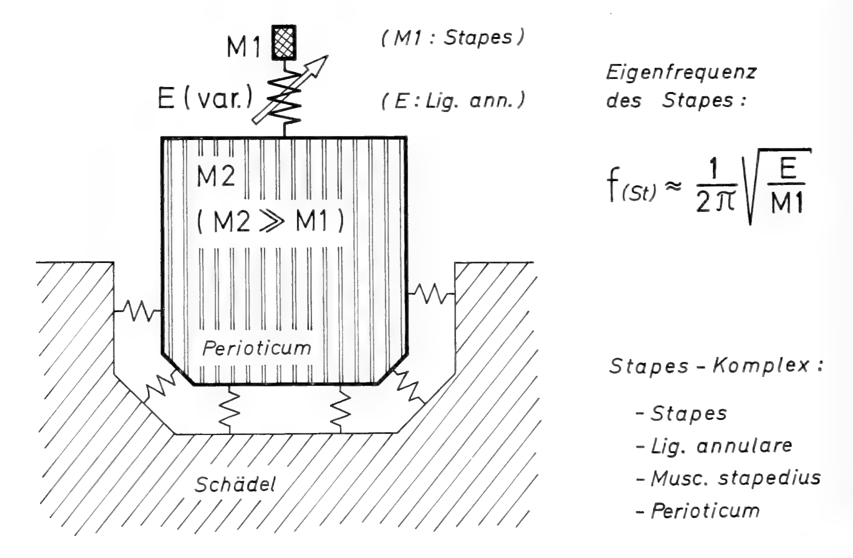


Abb. 12. Vereinfachtes Modell des Stapes-Komplexes sowie der Einbau des Perioticums in den Schädel bei Cetacea und Sirenia.

lare) mit einer großen Referenzmasse M2 (= Perioticum) verbunden. M2 ist bei den Cetaceen über 1000mal größer als M1, bei den Sirenia einige 100mal größer. Daher kann man die Referenzmasse M2 als unbeweglich betrachten, im Verhältnis zu M1. Die Eigenfrequenz des Stapes (Abb. 12) hängt ab von der Härte der elastischen Verbindung, also der Federkonstante des Lig. annulare, sowie von der schwingenden Masse M1. Eine hohe Eigenfrequenz wird dadurch erreicht, daß die elastische Verbindung E eine große Federkonstante hat und die schwingende Masse M1 gering ist. Die Federkonstante des Lig. annulare hängt ihrerseits ab:
— von der Insertionsfläche
— von der Breite des Spaltes zwischen Stapes und Perioticum
— von der Elastizität des Materials.
Die Federkonstante ist dabei um so größer, je größer die Insertionsfläche, je schmäler der Spalt, den das Lig. annulare überbrückt und je zugfester die Fasern des Lig. annulare sind.

Die Materialeigenschaften des Lig. annulare sind unbekannt, jedoch dürfte es sich um Kollagenfasern handeln. Die Breite des Spaltes ist bislang nicht genau bekannt. Nur bei *Tursiops* konnte sie bestimmt werden. Sie beträgt etwa 15 µm, jedoch ist noch unklar, ob dieser Wert für den gesamten Umfang gilt. Da die Vertiefungen zu beiden Seiten des Lig. annulare bei *Tursiops* wie erwähnt etwa 10 µ betragen, wird die Faserlänge im Lig. annulare zwischen 15 µm und 35 µm variieren. Von den Faktoren, welche die Federkonstante der Stapes-Verankerung bestimmen, ist folglich nur die Insertionsfläche genau bekannt. Um deren Einfluß auf die Hörfähigkeit zu diskutieren, werden im Folgenden die beiden anderen Parameter (Breite des Spaltes und Material des Lig. annulare) als gleich angesehen für alle untersuchten Arten.

Unter dieser vereinfachenden Annahme hängt die Eigenfrequenz des Stapes nur noch von der Insertionsfläche des Lig. annulare sowie von der Masse des Stapes ab. Abb. 9, 10 zeigen, daß die weitaus günstigste Relation beider Parameter bei den Delphinen auftritt. Bei allen drei Gruppen verschiebt sich das Verhältnis beider Werte so, daß mit zunehmender Größe eine Verschiebung der Eigenfrequenz des Stapes zu immer tieferen Frequenzen auftritt. Die in Abb. 10 dargestellten Nähe-

rungsgeraden zeigen demnach, wie durch Veränderung morphologischer Werte die Eigenfrequenz des Stapes variiert werden kann. Da diese etwa im Bereich größter Empfindlichkeit des Gehöres liegt, läßt sich auf die genannte Weise die Hörfähigkeit verändern.

Auf eine weitere Eigenschaft des Stapes-Komplexes soll kurz eingegangen werden. Modell-Untersuchungen ergaben (Fleischer 1974a), daß die Funktion des Musc. stapedius darin besteht, das Lig. annulare zu spannen und so die Härte dieser Feder zu vergrößern. Der Stapes-Komplex ist folglich als ein System mit veränderlicher Federkonstante anzusehen, was in Abb. 12 durch den Pfeil angedeutet ist. Der Muskel ist in der Lage, die Eigenfrequenz des Stapes nach oben zu verschieben.

Vergleicht man die hier dargestellten Resultate mit der Hörfähigkeit der entsprechenden Tiergruppe, so stellt man eine sehr gute Übereinstimmung fest. Für die Odontoceti gilt, daß sie die Fähigkeit zur Ultraschall-Orientierung besitzen, wobei die kleineren Arten offenbar höhere Frequenzen benützen. Aus der sehr großen Zahl von Untersuchungen sollen nur einige erwähnt sein: Dudock van Heel (1962), Kellogg (1965), Backus und Schevill (1966), Busnel und Dziedzic (1966), Johnson (1966), Norris (1966), Schevill und Watkins (1966), Caldwell und Caldwell (1969), Poulter (1971), Diercks (1972), Hall und Johnson (1972), Herman und Arbeit (1972), Jacobs und Hall (1972), Møhl und Andersen (1973) und Evans (1973). Von den Mysticeti liegen leider keine Audiogramme vor, infolge bislang unüberwindlicher experimenteller Schwierigkeiten, jedoch sind deren Lautäußerungen oft untersucht worden. Da diese im Bereich von tiefen bis sehr tiefen Frequenzen liegen, gelten die Mysticeti allgemein als Spezialisten für tiefe Frequenzen. Eine Ultraschall-Orientierung wurde bei ihnen nicht festgestellt: Schevill et al. (1964), Perkins (1966), Cummings et al. (1968), Poulter (1968), Cummings und Philippi (1970), Cummings und Thompson (1971), Payne und McVay (1971), Winn et al. (1971), Cummings et al. (1972), Beamish und Mitchell (1973). Lediglich Beamish und Mitchell (1971) berichten über Laute im tiefen Ultraschall-Bereich „in Gegenwart eines Blauwales". – Am spärlichsten sind die Daten über das Hörvermöggen der Sirenia. Audiogramme liegen noch nicht vor, jedoch läuft derzeit ein Forschungsprogramm in Florida, das Audiogramme von *Manatus* liefern soll. Als einzige solide Untersuchung liegt Schevill und Watkins (1965) vor, die zeigt, daß die „Gesänge" von *Manatus* im Hörbereich des Menschen liegen. Bei *Hydrodamalis* fehlen direkte Anhaltspunkte bezüglich der Hörfähigkeit.

Außer den physiologischen Daten bietet auch der Bau der Cochlea gute Anhaltspunkte für die Hörfähigkeit. Eine vergleichende Untersuchung der Feinstruktur der Cochlea (Fleischer 1976) ergab, daß die Mysticeti an die Perzeption von tiefen Tönen besonders angepaßt sind, ganz im Gegensatz zu den ebenfalls untersuchten Odontoceti. Wie bei der vorliegenden Untersuchung war zu beobachten, daß die Riesenformen jeder Gruppe an den jeweils tiefsten Frequenzbereich angepaßt sind. Das hängt z. T. damit zusammen, daß solche Tiere aufgrund des großen Abstandes zwischen ihren Gehörorganen, bereits mit tieferen Tönen denselben akustischen Trennwinkel erreichen, wie Kleinformen erst bei wesentlich höheren Frequenzen. Der Vorteil tiefer Töne ist die große Reichweite, was bei den Mysticeti von besonderer Bedeutung ist, da sie sich über große Entfernungen verständigen oder wenigstens wahrnehmen können.

Wie aus Abb. 12 ersichtlich, ist das Perioticum der Cetacea und Sirenia elastisch mit dem Schädel verbunden, es ist folglich mit letzterem nicht knöchern verwachsen. Bei den Sirenia sitzt das Perioticum in einer Höhlung des Squamosums, wie der Kopf eines Kugelgelenkes in der Gelenkpfanne. Beide sind nur durch eine dünne Knorpelschicht getrennt. Bei den Mysticeti ist die Anlagerungsfläche stark zerklüftet. Perioticum und Schädel sind auch bei ihnen nur durch einen verhältnismäßig schmalen Spalt

getrennt. Im Gegensatz dazu stehen die Odontoceti, bei denen das Gehörorgan durch ein dreidimensionales Netzwerk von Bändern an der Schädelbasis befestigt ist. Der Zweck dieser Einrichtung besteht darin, das Gehörorgan vom Schädel so zu isolieren, daß Schwingungen des letzteren nicht auf das Gehörorgan übertragen werden. Da es sich um eine Stabilisierung durch Trägheit handelt, ist um so mehr Masse erforderlich, je tiefer der hauptsächliche Hörbereich eines Tieres liegt. Aus diesem Grunde sind die Periotica besonders der Mysticeti so außerordentlich groß und schwer. Teilweise nimmt bei ihnen das Volumen des Labyrinthes weniger als $^1/_{1000}$ des Perioticum-Volumens ein! Bei Delphinen läßt sich das Gehörorgan aufgrund des besseren Aufhängesystems und des weit im Ultraschallgebiet liegenden Haupt-Hörbereiches mit wesentlich weniger Masse stabilisieren.

Die bei den Cetacea zu beobachtende ungefähre Isometrie zwischen der Insertionsfläche des Lig. annulare und der Fläche der Fußplatte (Abb. 11) läßt sich nicht sicher deuten. Ob es sich um eine funktionell wichtige Werte-Relation handelt, muß offen bleiben. Die abweichenden Befunde an Sirenia harren noch der Erklärung.

Die oft zitierte Tatsache, daß Meeres-Säuger im allgemeinen schwerere Ossicula auditus besitzen, als terrestrische Arten vergleichbarer Größe, beruht darauf, daß eine Schallwelle im Wasser bei gleicher akustischer Energie einen Schalldruck ausübt, der 62mal größer ist als eine entsprechende Welle in Luft. Zudem ist das Impedanz-Verhältnis zwischen Wasser und dem schallaufnehmenden Körpergewebe sehr günstig, so daß unter Wasser ein größerer Teil der akustischen Energie aufgenommen werden kann, als in Luft. Mit anderen Worten: bei gleicher akustischer Energie steht unter Wasser eine wesentlich größere Kraft zum Antrieb des Mittelohres zur Verfügung, als in Luft.

So ziemlich das Gegenstück zu den Cetacea sind die an Niederfrequenzen angepaßten, terrestrischen Kleinsäuger. Die anatomische Präparation zeigt tatsächlich, daß z. B. bei *Talpa, Gerbillus, Microdipodops* und *Chinchilla* der Stapes extrem leicht gebaut ist. Zudem ist bei ihnen der Spalt zwischen Stapes und Fen. vestibuli relativ weit, und der Stapes läßt sich sehr leicht bewegen. Obwohl eine genauere Untersuchung noch aussteht, deutet das darauf hin, daß die für Cetacea und Sirenia gefundenen Beziehungen (Abb. 10) auch für terrestrische Säuger zutreffen.

Danksagungen

Untersuchungsmaterial wurde zur Verfügung gestellt von: Dr. S. Anderson, American Museum of Natural History, New York, Dr. F. Braestrup, Univ. Zoologiske Museum, Kopenhagen, Dr. W. Marquette, National Marine Fisheries Service, Seattle, Wash., Dr. J. Mead, Smithsonian Institution, Washington, D. C., Dr. D. Odell, Univ. of Miami, Florida, Dr. P. Purves, British Museum of Natural History, London, Dr. P. Valentin-Jensen, Univ. Zoologiske Museum, Kopenhagen. Die REM-Aufnahmen fertigte Frau R. Klett an. Allen Genannten möchte ich hiermit meinen Dank zum Ausdruck bringen.

Zusammenfassung

Bearbeitet wurden insgesamt 18 Arten. Die Untersuchung mit dem Raster-Elektronenmikroskop ergab, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare, sowohl am Stapes wie an der Fen. vestibuli, durch eine starke Oberflächenvergrößerung des Knochens charakterisiert ist. Die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes wächst negativ allometrisch mit dem Gewicht des Stapes, und zwar bei Odontoceti, Mysticeti und Sirenia in unterschiedlicher Weise. Beziehungen zur Hörfähigkeit lassen sich aufzeigen: Hochfrequenz-Tiere (Delphine) haben leichte Stapedes mit relativ großer Insertionsfläche des Lig. annulare, Niederfrequenz-Tiere (Mysticeti und Sirenia) haben schwere Stapedes mit relativ kleiner Insertionsfläche. Bei den Cetacea wächst die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes etwa isometrisch mit der Fläche der Stapes-Fußplatte.

Summary

On the anchoring system of the stapes in the ear of cataceans and sirenians

A total of 18 species has been examined. Studies with the scanning electron microscope revealed that there is a large increase in the surface of the bone where the annular ligament is attached to the stapes, as well as to the oval window. The area of insertion of the annular ligament to the stapes increases negatively allometrical, relative to the weight of the stapes.

These ratios show different patterns for Odontoceti, Mysticeti, and Sirenia. There are relations to the hearing capability: high-frequency animals (dolphins) have light stapes and relatively large areas of attachement of the annular ligament. Low-frequency animals, on the other hand (baleen whales and sirenians), have heavy stapes and relatively small attachements. In cetaceans the area of insertion of the annular ligament to the stapes increases about isometrically, relative to the area of the footplate.

Literatur

Anson, B. J.; Donaldson, J. A. (1973): Surgical anatomy of the temporal bone and ear. Philadelphia.

Backus, R. H.; Schevill, W. E. (1966): *Physeter* clicks. In: Norris, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 520—527. Berkeley and Los Angeles.

Beamish, P.; Mitchell, E. (1971): Ultrasonic sounds recorded in the presence of a blue whale, *Balaenoptera musculus.* Deep-Sea Research **18,** 803—809.

— (1973) Short pulse length audio frequency sounds recorded in the presence of a minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*). Deep-Sea Research **20,** 375—386.

Beauregard, H. (1894): Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères. J. de l'anatomie et de la physiologie (Paris) 366—413.

Békésy, G. v. (1942): Über die Schwingungen der Schneckentrennwand beim Präparat und Ohrenmodell. Akustische Z. (Leipzig) **7,** 173—186.

Boenninghaus, G. (1904): Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jb., Abt. Anat. **19,** 189—360.

Brunner, H. (1954): Attachement of the stapes to the oval window in man. Arch. Otolaryngol. **59,** 18—29.

Busnel, R. G.; Dziedzic, A. (1966): Acoustic signals of the pilot whale *Globicephala melaena* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocaena phocaena.* In: Norris, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 607—646. Berkely and Los Angeles.

Caldwell, M. C.; Caldwell, D. K. (1969): Simultaneous but different narrow-band sound emissions by a captive eastern pacific pilot whale, *Globicephala scammoni.* Mammalia **33,** 505—510.

Claudius, M. (1858): Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugetiere. Kiel.

— (1867): Das Gehörorgan von *Rhytina stelleri.* Mém. Acad. Imp. Sciences St. Petersbourg, 7e série, **11,** 1—15.

Cummings, W. C.; Thompson, P. O.; Cook, R. (1968): Underwater sounds of migrating gray whales, *Eschrichtius glaucus* (Cope). J. Acoust. Soc. Amer. **44,** 1278—1281.

Cummings, W. C.; Philippi, L. A. (1970): Whale phonations in repetitive stanzas. Naval Undersea Center Technical Paper **196,** 1—4. San Diego.

Cummings, W. C.; Thompson, P. O. (1971): Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus.* J. Acoust. Soc. Amer. **50,** 1193—1198.

Cummings, W. C.; Fish, J. F.; Thompson, P. O. (1972): Sound production and other behavior of southern right whales, *Eubalaena glacialis.* Transactions San Diego Soc. Nat. Hist. **17** 1—14.

Davies, D. V. (1948): A note on the articulations of the auditory ossicles and related structures. J. Laryngol. Otol. (London) **62,** 533—536.

Diercks, K. J. (1972): Biological sonar systems: a bionics survey. Final Report to the Naval Ship Systems Command. Applied Res. Laboratories Univ. of Texas, Austin. 1—190.

Doran, A. (1878): Morphology of mammalian ossicula auditus. Trans. Linnean Soc. London, 2 Ser. **1,** Zool. 371—497.

Dudock van Heel, W. H. (1962): Sound and Cetacea. Netherlands J. Sea Res. **1,** 407—507.

Evans, W. E. (1973): Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. J. Acoust. Soc. Amer. **54,** 191—199.

Eysell, A. (1870): Beiträge zur Anatomie des Steigbügels und seiner Verbindungen. Arch. Ohrenheilkunde (Würzburg) **5,** 237—249.

Fleischer, G. (1973a): Studien am Skelett des Gehörorganes der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkundl. Mitt. **21,** 131—239.

— (1973 b): On structure and function of the middle ear in the bottle-nosed dolphin *(Tur-*

siops truncatus). Proc. 9th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park, Cal.) 137—179.
— (1974 a): Structural analysis of the tympanicum complex in the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*). J. Auditory Res. (im Druck).
— (1974 b): On a mechanical model of a bat's middle ear. J. Auditory Res., Suppl. **3**, 1—76.
— (1975): Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti). Z. Säugetierkunde **40**, 89—102.
— (1976): Hearing in extint cetaceans as determined by cochlear structure. J. Paleontology **50**, 133—152.
Fraser, F.; Purves, P. (1954): Hearing in cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zool. **2**, 101—114.
— (1960): Hearing in cetaceans, evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the middle ear in recent cetaceans. Ibid. **7**, 1—140.
Frey, H. (1911): Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboß Verbindung der Säuger. Anat. Hefte, 1. Abt., **44**, 363—437.
Giraud-Sauveur, D. (1969): Recherches biophysiques sur les osselets des cetaces. Mammalia **33**, 285—340.
Glaninger, J. (1961): Untersuchungen zur Festigkeit der Gehörknöchelchen und ihrer Gelenke. Monatsschr. f. Ohrenheilk. und Laryngo-Rhinologie (Wien) **95**, 353—375.
Hall, J. D.; Johnson, C. S. (1972): Auditory thresholds of a killer whale, *Orcinus orca*, L. J. Acoust. Soc. Amer. **51**, 515—517.
Henson, O. (1961): Some morphological and functional aspects of certain structures of the middle ear in bats and insectivores. Univ. Kansas Science Bull. **42**, 151—265.
Herman, L. M.; Arbeit, W. R. (1972): Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1—70 KC/s. J. Auditory Res. **12**, 109—120.
Hinchcliffe, R., Pye, A. (1968): Variations in the middle ear of the Mammalia. J. Zool. (London) **157**, 277—288.
Hyrtl, J. (1844): Vergleichend anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere. Prag.
Jacobs, W. D.; Hall, J. D. (1972): Auditory thresholds of a fresh-water dolphin, *Inia geoffrensis*, Blainville. J. Acoust. Soc. Amer. **51**, 530—533.
Johnson, C. S. (1966): Sound detection threshold in marine mammals. In: Tavolga, W. N. (Ed.), Marine Bio-Acoustics. **2**, 247—255. New York.
Kasuya, T. (1973): Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of the tympano-periotic bone. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) **25**, 1—103.
Kellogg, W. (1965): Porpoises and sonar. Chicago—London.
Kobayashi, M. (1955): The articulations of the auditory ossicles and their ligaments of various species of mammalian animals. Hiroshima J. Med. Sci. **4**, 319—349.
Kobrak, H. G. (1948): Construction material of the sound conduction system of the human ear. J. Acoust. Soc. Amer. **20**, 125—130.
McCormick, J. G.; Wever, E. G.; Palin, J.; Ridgway, S. H. (1970): Sound conduction in the dolphin ear. J. Acoust. Soc. Amer. **48**, 1418—1428.
Møhl, B.; Andersen, S. (1973): Echolocation: high-frequency component in the click of the harbour porpoise (*Phocaena ph.* L.). J. Acoust. Soc. Amer. **54**, 1368—1372.
Norris, K. S., Ed., (1966): Whales, Dolphins, and Porpoises. Berkeley and Los Angeles.
Payne, R. S.; McVay, S. (1971): Songs of humpback whales. Science **173**, 585—597.
Perkins, P. J. (1966): Communication sounds of finback whales. Norsk Hvalfangst Tidende (Sandefjord) **55**, 199—200.
Perkins, P. J.; Fish, M. P.; Mowbray, W. H. (1966): Underwater communication sounds of the sperm whale. Ibid. **55**, 225—228.
Poulter, T. C. (1968): Vocalization of the gray whales in Laguna Ojo de Liebre (Scammon's lagoon) Baj California, Mexico. Ibid. **57**, 53—62.
— (1971): Ultrasonic frequencies recorded from three captive blind dolphins *(Platanista gangetica)*. Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park, Cal.) 13—14.
Purves, P. E.; Utrecht van, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. Beaufortia (Amsterdam) **9**, 241—256.
— (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans. In: Norris, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 320—376. Berkeley and Los Angeles.
Pye, A.; Hinchcliffe, R. (1968): Structural variations in the mammalian middle ear. Medical and Biological Illustration (London) **18**, 122—127.
Ramprashad, F.; Corey, S.; Ronald, K. (1972): Aanatomy of the seal's ear *(Pagophilus groenlandicus)*. In: Harrison, R. J. (Ed.), Functional Anatomy of Marine Mammals. 263—306. London and New York.

Repenning, C. A. (1972): Underwater hearing in seals: functional morphology. Ibid. 307 bis 331.
Reysenbach de Haan, F. W. (1957): Hearing in whales. Acta Oto-Laryngologica, Suppl. **134**, 1—114.
Robineau, D. (1965): Les osselets de l'ouie de la Rhytine. Mammalia **29**, 412—425.
Schevill, W. E.; Watkins, W. A.; Backus, R. H. (1964): The 20-cycle signals and *Balaenoptera* (fin whales). In: Tavolga, W. N. (Ed.), Marine Bio-Acoustics. **1**, 147—152. New York.
— (1965): Underwater calls of *Trichechus* (manatee). Nature **205**, 373—374.
— (1966): Sound structure and directionality in *Orcinus* (killer whale). Zoologica **51**, 71—76.
Webster, D. (1961): The ear apparatus of the kangaroo rat, *Dipodomys*. Amer. J. Anat. **108**, 123—147.
Werner, C. F. (1960): Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig.
Wever, E. G.; McCormick, J. G.; Palin, J.; Ridgway, S. H. (1971): The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus:* General morphology. Proc. National Acad. Sciences (Washington, D. C.) **68**, 2381—2385.
Winn, H. E.; Perkins, P. J.; Poulter, T. C. (1971): Sounds of the humback whale. Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park, Cal.) 39—45.
Wolff, D.; Bellucci, R. J.; Eggston, A. A. (1971): Surgical and microscopic anatomy of the temporal bone. New York.
Yamada, M. (1953): Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) **8**, 1—79.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerald Fleischer, im Umweltbundesamt, Bismarckplatz 1, D-1000 Berlin 33

Bemerkung zur Arbeit von R. Brownell „Taxonomic status of the dolphin *Stenopontistes zambezicus* Miranda-Ribeiro, 1936"

Von G. Pilleri und M. Gihr

Hirnanatomisches Institut der Universität Bern, Ostermundigen, Schweiz

Eingang des Ms. 24. 7. 1975

In der oben erwähnten Arbeit versucht Brownell zu beweisen, daß *Stenopontistes zambezicus* synonym mit *Sousa plumbea* ist. Er führt dazu die allgemeine Form des Schädels und die biometrischen Vergleiche mit den von Pilleri und Gihr (1972a) und True (1889) für *S. plumbea* angegebenen Schädelmaße an. Das mag in sehr beschränktem Grade stimmen, obwohl eine rein osteologische quantitative Taxonomie gerade bei Cetaceen und speziell bei der Gattung *Sousa* ohne die Heranziehung äußerer Körpermerkmale fragwürdig bleibt (Pilleri und Gihr 1972a). Bei dem heutigen Stand der Kenntnisse kann man u. E. rein osteologisch nicht behaupten, daß der Schädel von *Stenopontistes zambezicus* z. B. auch eine *Sousa lentiginosa* sein könnte, nachdem sowohl die Form des Schädels als auch die Maße von *plumbea* und *lentiginosa* beinahe identisch sind.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 317—318

ISSN 0044-3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Was an der Arbeit stört, ist die Behauptung BROWNELL's (S. 174, 1. Zeile): "PILLERI and GIHR (1972) have discussed these nominal species of Indo-Pacific *Sousa* and concluded that only two species *chinensis* and *plumbea* are valid." Wenn der Autor unsere Arbeit sorgfältig gelesen hätte, wäre ihm u. a. auf S. 131 folgendes begegnet: "Although osteological data on *Sousa borneensis* is still very scant and no differences have been found between the osteology of this species and *plumbea*, it is clear from the accurate representations of LYDEKKER and photographic documentation that it is a well-defined species characterized by distinctive external features (low dorsal fin with no concave caudal edge)."

Nach der damaligen Revision hatten wir im Gegensatz zu der Behauptung BROWNELL's nicht zwei, sondern vier indopazifische *Sousa*-Arten abgegrenzt: *Sousa plumbea* Cuvier, 1829, *Sousa chinensis* Osbeck, 1751, *Sousa lentiginosa* Owen, 1866, und *Sousa borneensis* Lydekker, 1901. Auf die Art *lentiginosa* ist PILLERI (1973) in einer besonderen Arbeit nochmals eingegangen und hat deren systematischen Wert hervorgehoben. Während sich *lentiginosa* und *plumbea* osteologisch kaum voneinander unterscheiden, sind sie hinsichtlich ihrer Körpermerkmale äußerst verschieden und gestatten eine immediate taxonomische Diagnose.

Wenn wir mutatis mutandis eine andere Gattung, nämlich *Phocoena*, in Betracht ziehen, so sehen wir, daß zwischen der Art *spinipinnis* und *phocoena* wirklich nur minimale craniologische Differenzen bestehen, obwohl sich die beiden Arten äußerst leicht an Hand äußerer Charaktere (Rückenflosse etc.) voneinander unterscheiden lassen (PILLERI und GIHR 1972b). Aus diesen Gründen bleiben Revisionen nur mit Hilfe von Schädelmessungen, wie sie BROWNELL durchführt, fragwürdig.

Summary

Remarks to the paper of R. Brownell: "Taxonomic status of the dolphin Stenopontistes zambezicus Miranda-Ribeiro, 1936"

(Z. Säugetierkunde, vol. 40, 1975, p. 173—176)

In reply to a paper of BROWNELL in this periodical it is, in the authors' opinion, impossible to consider *Stenopontistes zambezicus* to be synonymous with *Sousa plumbea* if one is only using quantitative osteological characters of the skull. The statement of BROWNELL that PILLERI and GIHR have defined two Indo-Pacific *Sousa*-species instead of four is wrong.

Literatur

PILLERI, G. (1973): Cetologische Expedition zum Indus und Persischen Golf und Forschungsreise nach Goa und Thailand im Jahre 1973. Univ. Bern, Hirnanatomisches Inst.

PILLERI, G.; GIHR, M. (1972 a): Contribution to the Knowledge of the Cetaceans of Pakistan with Particular Reference to the Genera *Neomeris, Sousa, Delphinus* and *Tursiops* and Description of a New Chinese Porpoise *(Neomeris asiaeorientalis)*. In: G. PILLERI (Ed.), Investigations on Cetacea. IV, 107—162, Bern.

— (1972 b): Burmeister's porpoise *Phocoena spinipinnis* Burmeister, 1865, of the Punta del Diablo, Uruguay. In: G. PILLERI (Ed.), Investigations on Cetacea. IV, 163—172, Bern.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. G. PILLERI und Dr. M. GIHR, Hirnanatomisches Institut, Universität Bern, Untere Zollgasse 71 (Waldau), CH-3072 Ostermundigen/BE

BEKANNTMACHUNG

II. Congressus Therilogicus Internationalis, Brno, 1978

The IInd International Congress of Mammalogy will be held in Brno, Czechoslovakia, on 20–27 June, 1978. The Institute of Vertebrate Zoology and the Institute of Parasitology, both of the Czechoslovak Academy of Sciences, have been put in charge of the organization of the congress.

The scientific programme of the congress will be divided into the following sections: 1. Paleontology; 2. Zoogeography; 3. Systematics and Phylogeny (classical systematics, karyosystematics, biochemical population systematics and genetics); 4. Ecology (ecophysiology, population ecology, community ecology, ecosystem approach); 5. Applied theriology (medical, veterinary, pests); 6. Protection of mammals (zoological gardens, reserves and parks, endangered species); 7. Game research and wildlife management; 8. Morphology (systematic and comparative anatomy, histology, fine structures, embryology, development and growth); and 9. Behaviour. Papers may be presented in any of the congress languages. There will be in-congress and post-congress excursions to various regions of Czechoslovakia.

For more detailed information, write to

The Secretary
II. Congressus Theriologicus Internationalis
Institute of Vertebrate Zoology
Czechoslovak Academy of Sciences
Květná 8
603 65 Brno, Czechoslovakia

BUCHBESPRECHUNGEN

KUHLENBECK, H.: **The Central Nervous System of Vertebrates.** A General Survey of its Comparative Anatomy with an Introduction to the Pertinent Fundamental Biologic and Logical Concepts. Basel–New York: S. Karger.
Vol. 1: Propaedeutics to Comparative Neurology. 1967, XV, 304 p., 14 figs. 75,– DM.
Vol. 2: Invertebrates and Origin of Vertebrates. 1967, XV, 364 p., 238 figs., 75,– DM.
Vol. 3, Part I: Structural Elements. Biology of Nervous Tissue. 1970, XVI, 818 p., 412 figs., 180,– DM.

Vorlesungen, in den Jahren 1924 bis 1927 in Japan gehalten, veranlaßten HARTWIG KUHLENBECK bereits 1927 sein Konzept in einem kurzgefaßten einbändigen Buch: „Vorlesungen über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere" einem größeren Interessentenkreis vorzustellen. Anliegen war, die großen Hauptlinien der Hirnarchitektur aufzuzeigen und die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, welche in Bau und Funktion des Nervensystems erkannt werden können. Auf der Basis dieses Buches bearbeitet KUHLENBECK, nunmehr Emeritus am Medical College of Pennsylvania, ein 5bändiges Werk, welches bis auf den letzten Band bereits erschienen ist. Die Erkenntnis, daß auch die Organisationstypen niederer Tierformen zum Verständnis der Wirbeltierorganisation beitragen, führt zu einer weit ausholenden Darstellung des Themas. Probleme der vergleichenden Anatomie, Taxonomie und Evolution werden in Bd. 1 unter geologischen, palaeontologischen, genetischen, physiologischen und anatomischen Aspekten einführend dargelegt. Ferner finden sich Definitionen der Begriffe Homologie und Analogie sowie Abhandlungen zum Symmetrieproblem bei Berücksichtigung ontogenetischen und phylogenetischen Formwandels. Bd. 2 befaßt sich mit der Organisation der Nerven-

systeme von Evertebraten, auch derjenigen kleinerer Gruppen wie Rotatoria, Gastrotricha, Tardigrada, Chaetognatha, Bryozoa, Brachiopoda, Phoronidea, Hemichordata und Tunicata. Auf Nervensysteme von Larvenformen wird ebenfalls eingegangen. Ein Kapitel über Theorien zur Herkunft der Vertebraten beschließt diesen Band.

Die Bauelemente des Nervengewebes sind Gegenstand von Bd. 3, 1. Teil. Anschließend an Ausführungen zur Histogenese mit Vorstellungen zur ontogenetischen Entwicklung von Ependymzellen, Gliazellen und Nervenzellen aus Medullaepithel geht der Autor ausführlicher auf Strukturbesonderheiten und Erscheinungsformen dieser Elemente ein, wie auch auf unterschiedliche Vorstellungen zur funktionellen Bedeutung neuroektodermaler Neuroglia. Nervenfasern und Synapsen, und die mesodermalen Gewebe werden in gesonderten Kapiteln abgehandelt. Einen breiten Raum nehmen Methoden und Ergebnisse der Elektronenmikroskopie, Neurophysiologie, Neuropathologie, Biochemie und Biophysik ein.

Die vorliegenden Bände stellen eine lobenswerte und beeindruckende Modernisierung der alten Vorlesungen dar. Großes sachliches Wissen, sowohl im Detail als auch im Überblick, mit biologischem Verständnis vorgetragen kennzeichnen dieses zusammengefaßte Lebenswerk von H. Kuhlenbeck. Ihm ist eine weite Verbreitung zu wünschen. D. Kruska, Hannover

Kuhlenbeck, H.: **The Central Nervous System of Vertebrates.** A General Survey of its Comparative Anatomy with an Introduction to the Pertinent Fundamental Biologic and Logical Concepts. Basel—New York: S. Karger.
Vol. 3, Part II: Overall morphologic pattern. 1973, XVI, 950 p., 472 figs., 323,— DM.
Vol. 4: Spinal cord and Deuterencephalon. 1975, XVII, 1006 p., 430 figs., 378,— DM.

In der Reihe des monumentalen Werkes von H. Kuhlenbeck über das Zentralnervensystem der Wirbeltiere kommt dem 2. Teil des 3. Bandes eine zentrale Bedeutung zu, denn er enthält unter dem Titel „Overall morphologic Pattern“ eine Gesamtschau über die Morphogenese und über die Gliederung des Zentralnervensystems und die verschiedenen Gliederungsmöglichkeiten in vergleichender Sicht. Angeschlossen ist ein Kapitel über Meningen, Liquor und Blutgefäße und ein umfangreicher Beitrag über die allgemeine Morphologie des peripheren Nervensystems.

Das Kapitel über Morphogenese berücksichtigt eingehend auch die frühe Körperformbildung und die kausalen Mechanismen (Entwicklungsphysiologie) und schließt eine Darstellung der Mißbildungen ein. In diesem Zusammenhang ist die sehr vollständige und gut dokumentierte Zusammenstellung über das Längszonenproblem und über die so heftig umstrittene Neuromeriefrage im Rahmen des gesamten Metamerieproblems von besonderem Wert, da der Benutzer des Werkes, auch wenn er in Einzelfragen zu anderem Ergebnis als der Verfasser kommen mag, in die Lage versetzt wird, sich einen Überblick über das ganze Problem und die verschiedenartigen Lösungsversuche zu machen. Funktionelle und konstruktiv-morphologische Gesichtspunkte werden berücksichtigt, wenn auch das Nachwirken idealistisch-morphologischen Denkens im Ganzen nicht zu übersehen ist. Der umfangreichste Teil des Bandes behandelt das Bauprinzip des Rautenhirnes (hier noch Deuterencephalon genannt) und Zwischen- und Endhirn unter besonderer Berücksichtigung des zonalen Umbaues. Es folgt ein kurzer Abschnitt über Hirngewicht und quantitative Probleme, in dem die neueren deutschen Arbeiten zur Allometriefrage leider unberücksichtigt bleiben. Der Band schließt mit einer Übersicht über das periphere Nervensystem und dessen Beziehungen zur Peripherie und zum Zentralorgan. Der Feinbau der Rezeptoren und der motorischen Nervenendigungen wird eingehend behandelt. Die Übersicht über das System der Kopfnerven schließt eine Übersicht über das Kopfproblem ein. Elektrische Organe und Leuchtorgane werden berücksichtigt.

Der umfangreiche vierte Band behandelt die spezielle Morphologie von Rückenmark, Medulla oblongata (einschl. Pons), Cerebellum und Mesencephalon unter Einschluß der mikroskopischen Struktur und der Faserverbindungen. Die präzise und umfassende Darstellung, erläutert durch eine Vielzahl hervorragender Abbildungen, macht diesen Band zu einer Fundgrube von Tatsachen und einem unentbehrlichen Nachschlagewerk.

Die sachliche und nüchtern objektive Behandlung kontroverser Fragen wird die Diskussion erleichtern. Vergleichende Methode und evolutionsbiologische Denkweise werden heute oft in vielen biologischen Disziplinen gering bewertet. In den Neurowissenschaften hat allerdings die vergleichende Anatomie wegen ihres nicht zu übersehenden Erklärungswertes ihre Stellung in gewissem Umfang behaupten können. Das vorliegende Werk dürfte geeignet sein, der vergleichenden Neuroanatomie neue Impulse zu vermitteln. Bewundernswert bleibt die einmalige Leistung einer Einzelpersönlichkeit und ihr Mut, ein derart umfassendes Werk zu schreiben. Das Buch zeigt zugleich, wieviel an Einzelwissen und Ideen dem Lebenswerk des Autors zu verdanken sind. Wir hoffen, daß der Schlußband des Gesamtwerkes in nicht allzu ferner Zeit erscheinen möge. D. Starck, Frankfurt/M.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

41. Band · Heft 6

Dezember 1976



VERLAG PAUL PAREY HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Mit drei Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

Z. Säugetierkunde 41 (1976), 6, S. 320—384
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 41 (6), 320—384 (1976)

Zur Ökologie der Kleinsäuger in zwei Nationalparks Schwedisch-Lapplands

Von H. Baltruschat und J. Überbach

Eingang des Ms. 19. 12. 1975

Wegen ihrer Einförmigkeit lassen sich in extremen Lebensräumen leichter die Faktoren analysieren, die Verteilung und Häufigkeit der Tiere regeln. Ziel unserer Untersuchungen in zwei nordschwedischen Nationalparks war es, die Verteilung der Kleinsäuger und die Nahrung der Muriden quantitativ zu erfassen, wobei wir besonderen Wert auf den Vergleich von Paaren verwandter Arten *(Clethrionomys glareolus - C. rutilus* und *Microtus agrestis - M. oeconomus)* legten, um möglicherweise Gründe in einer unterschiedlichen Futterpräferenz für eine unterschiedliche Verteilung zu erhalten.

Die Untersuchungen wurden in der Zeit vom 19. 6. — 21. 8. 1969 im Stora Sjöfallet- und Sarek-Nationalpark in Nordschweden durchgeführt. Kurze Vergleichsstudien am Inari-See und bei Rovanniemi in Finnisch-Lappland (25. 8. — 1. 9. 1969) beendeten die Exkursion nach Skandinavien (Abb. 1).

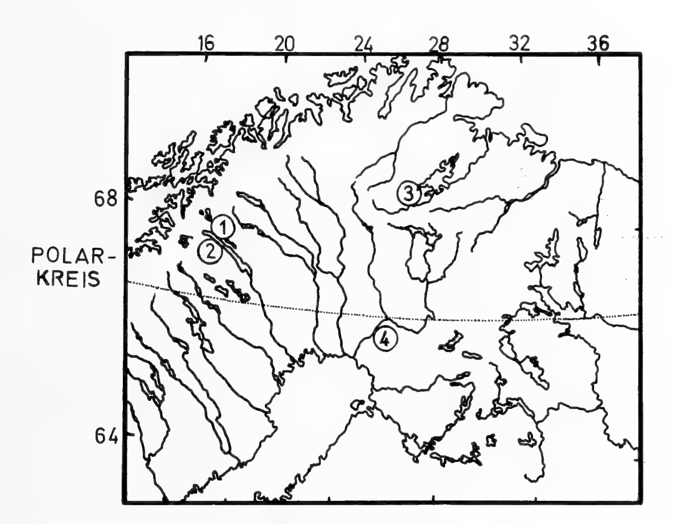


Abb. 1. Untersuchungsgebiet. 1 = Stora Sjöfallet-Nationalpark; 2 = Sarek-Nationalpark; 3 = Inari-See; 4 = Rovaniemi

Die beiden Nationalparks vereinigen alle bekannten Landschaftstypen Nordeuropas von der Nadelwaldzone aufwärts bis zur alpinen Region. Zum anderen liegen für diese Reservate im Gegensatz zu den zahlreichen ornithologischen Beobachtungen relativ wenige Angaben über die Ökologie der Kleinsäuger vor, ein Umstand, der von Curry-Lindahl (1958) und Lindberg (1960) bedauert wird.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 321—335

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Biotope

1. Alep-Kerkau (29. 6. — 4. 7. 1969): Westgrenze des Stora Sjöfallet-Nationalparks. Bereich der oberen Birkenregion, ca. 600 m ü. M.; *Vaccinium-Myrtillus*-Typ an trockneren Stellen vorherrschend.

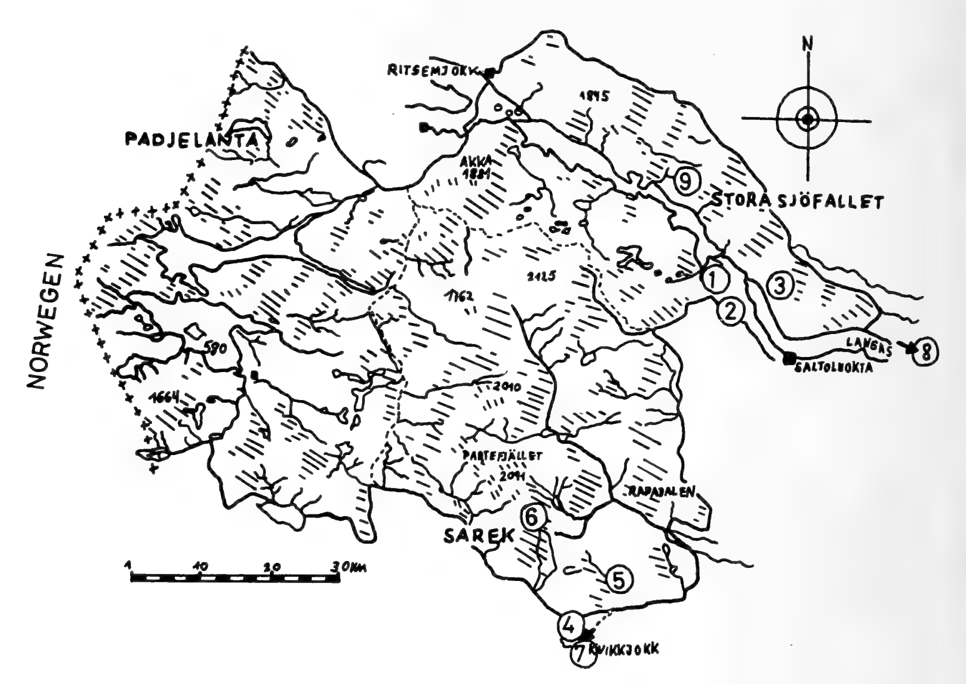


Abb. 2. Die Fangplätze im Stora Sjöfallet- und Sarek-Nationalpark

2. Stora Sjöfallet-Stuga (stuga = Hütte, 5. 7. — 8. 7. 1969): Wiesen und stellenweise auch Bruchmoorwald, 380 m ü. M.
3. Vietasvagge (Vagge-Tal; 10. 7. — 21. 7. 1969):Ca. 5 km langes U-Tal in OW-Richtung zwischen den Seen Langas und Satisjaure. Kiefernurwald sowie Birkenwald mit zum Teil üppiger Vegetation. Größere Moore am Ost- bzw. Westausgang des Tales; ca. 410 m ü. M.
4. Styor Tata (25. 7. 1969): See bei Kvikkjokk südlich des Sareks; Wiesenbirkenwald, ca. 520 m ü. M.
5. Kalakjokk (jokk = Fluß; 26. 7. — 29. 7. 1969): Sarek-Nationalpark; Nadelwaldgebiet bzw. Übergangszone zur subalpinen Region; ca. 490—540 m ü. M.
6. Pårtefjällebene (31. 7. — 6. 8. 1969): Sarek-Nationalpark, 800—1100 m ü. M. Alpine Region.
7. Kvikkjokk (8. 8. — 10. 8. 1969): Nadelwald, ca. 440 m ü. M.; größere Überschwemmungszonen im „Kvikkjokk-Delta".
8. Ruokto (13. 8. — 18. 8. 1969): Südliche Grenze des Stora Sjöfallet-Nationalparks, Langas-Ufer, ca. 390 m ü. M.; Nadelwaldregion sowie Birkenmischwald mit Moorflächen.
9. Vakkotavare (19. 8. — 21. 8. 1969): Obere Birkenwaldregion und Unterregion der Grauweiden, 650—750 m ü. M.; Stora Sjöfallet-Nationalpark.

   Ferner (nicht auf Abb. 2):
10. Inari-See (29. 8. — 1. 9. 1969): Nordfinnland. Birkenwald vom *Empetrum-Myrtillus*-Typ.
11. Rovanniemie (29. 8. — 1. 9. 1969): Finnland, am nördlichen Polarkreis, Nadelwaldgebiet.

I. Relative Häufigkeit

Material und Methode

Schlagfallen verschiedener Größe wurden bei ca. 5 m Abstand, möglichst natürlichen Linien folgend (Bachläufe, Moorränder, Wiesen) jeweils am späten Nachmittag gestellt und morgens und nachmittags kontrolliert. Als Köder wurde normalerweise ein Gemisch aus Haferflocken, Erdnußbutter und Margarine verwendet. Mit Ausnahme einer etwa 10 Tage dauernden Regenperiode Mitte Juli war der Sommer 1969 gleichmäßig sonnig und warm.

Die in Anzahlen gefangener Tiere je 100 Fallennächte angegebene Häufigkeit (Tab. 3) dürfte demnach kaum von Witterungs- und Köderunterschieden beeinflußt sein.

Ergebnisse

In Tab. 1 findet sich eine Gesamtübersicht aller gefangenen und vermessenen Tiere mit einem kurzen Biotophinweis. Die Anzahl der gefangenen Tiere, bezogen auf 100 Fallennächte und für größere Pflanzengesellschaften getrennt, ergibt sich aus Tab. 2.

Clethrionomys rufocanus (Sundevall) — Graurötelmaus

Mit 258 gefangenen Tieren (= 31,2 % aller Kleinsäuger) war die Graurötelmaus am häufigsten. In den schwedischen Nationalparks wurde sie an jedem Biotop nachgewiesen und fand sich in so unterschiedlichen Lebensräumen wie reinem Nadel- oder Mischwald und der subalpinen Zone in ähnlicher Dichte. Auch im arktischen Bereich ist sie mit 6,1 Tieren je 100 Fallennächten noch relativ häufig. In diesen Gebieten nahm die Populationsdichte von Juli bis August deutlich zu (Tab. 3, Vergleichszahlen nach KALELA 1957).

Der Vergleich mit Kilpisjärwi läßt zwar nur bedingte Rückschlüsse zu, da die von KALELA (1957) beschriebene Gebirgslandschaft keine Nadelwaldzone aufweist, dennoch zeigt die Tabelle, daß die Populationsdichte von *C. rufocanus* im August 1969 erstaunlich hoch ist. Bedenkt man, daß 1955 in Kilpisjärwi eine Massenvermehrung bei Kleinsäugern stattgefunden hatte, kann man annehmen, daß die Populationsdichte von *C. rufocanus* im nördlichen Schwedisch-Lappland ebenfalls auf einen bevorstehenden Massenwechsel hindeutete, der wahrscheinlich im Sommer 1970 seinen Höhepunkt erreichen mußte.

Clethrionomys glareolus (Schreber) — Waldwühlmaus

Charakteristisch für die Biotope von *C. glareolus* war Wald mit dichtem Unterwuchs und einer gewissen Bodenfeuchtigkeit. An Waldrändern wurden nur Stellen mit reichlicher Bodenvegetation besiedelt, während auf offenen Flächen Waldwühlmäuse fehlten.

Das Vorkommen von *C. glareolus* im St. Sjöfallet war beschränkt auf wenige Stellen im Vietastal (3) und Ruokto (8). Die Fanghäufigkeit im August war in Ruokto für die Verhältnisse im St.-Sjöfallet-Nationalpark besonders hoch. Im Nadelwald vom *Geranium-Myrtillus*-Typ entsprachen 29 gefangene Tiere einem Index von 18,6. In Kvikkjokk kam *C. glareolus* ebenfalls im Nadelwald vor. Im Birkenwald wurde sie vor allem am Styor Tata-See (4) und am Kalakjokk (5) gefangen. Die entsprechenden Birkenwaldbiotope lagen allerdings nie weit von einem größeren Nadelwaldkomplex entfernt. 2 Exemplare waren sogar der Übergangszone zur Grauweidenregion zuzuordnen.

Tabelle 1

Anzahl der gefangenen Kleinsäuger in den verschiedenen Biotopen

Nr.	Biotop	*L. lemmus*	*C. rufocanus*	*C. glareolus*	*C. rutilus*	*M. agrestis*	*M. oeconomus*	*A. terrestis*	*S. araneus*	*S. caecutiens*	*S. minutus*	*N. fodiens*
						Stora Sjöfallet-NP						
1	Alep Kerkau	2	10	—	—	1	—	—	6	—	—	—
2	St. Sjö.-Stuga	8	13	—	1	8	—	—	4	—	—	—
3	Vietasvagge	—	113	2	5	59	15	—	18	—	—	—
8	Ruokto	—	36	33	13	8	18	13	29	3	2	—
9	Vakkotavare	—	36	—	1	17	—	—	5	—	—	—
						Sarek-NP						
4	Styor Tata	—	7	6	—	4	—	—	1	—	—	—
5	Kalakjokk	—	15	26	—	30	—	—	3	—	—	—
6	Pårtefjäll	59	8	—	—	38	5	—	4	—	—	—
7	Kvikkjokk	—	6	16	—	—	5	—	8	—	1	—
						Finnland						
10	Inari	—	—	—	6	8	15	—	5	7	—	—
11	Rovanniemi	—	—	17	—	—	—	—	3	—	—	1
	Σ	69	244	100	26	173	58	13	86	10	3	1

Tabelle 2

Relative Anzahl der gefangenen Tiere in den einzelnen Biotopen

	L. lemmus		*C. rufocanus*		*C. glareolus*		*C. rutilus*		*M. agrestis*		*M. oeconomus*		*A. terrestis*	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
boreale Zone														
Moore und sumpfige Wiesen	—	—	15	4,8	—	—	—	—	10	3,2	14	4,5	3	0,96
Empetrum-Myrtillus-Typ	—	—	72	12,3	19	6,6	14	2,2	23	4,4	—	—	—	—
Geranium-Myrtillus-Typ	—	—	64	15,7	49	17,2	—	—	44	9,3	6	1,4	2	0,3
	—	—	151	11,6	68	12,9	14	2,2	77	5,7	20	2,8	5	0,5
subalpine Zone														
Heidebirkenwald	2	1,4	24	9,2	9	6,4	4	1,3	24	6,3	14	3,7	—	—
Wiesenbirkenwald	3	1,5	18	9	20	11,5	—	—	5	2,5	3	1,5	—	—
Bruchmoorwälder und Moore	6	5	5	5,6	—	—	—	—	28	19,8	1	1,1	—	—
	11	3,1	47	8,5	29	9,4	4	1,3	57	7,8	18	2,7	—	—
arktische Zone														
Unterregion der Grauweiden	52	13,6	27	8,2	1	0,9	—	—	22	6,6	7	2,1	—	—
Unterregion der Zwergstrauchweiden	5	5	3	3	—	—	—	—	3	3	—	—	—	—
Grasheiden	1	1,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Wiesen und Mischwald	—	—	16	8,9	2	1,1	8	4,4	14	9,4	13	6,6	8	4,4
	58	6,7	46	6,7	3	0,7	8	4,4	39	6,3	20	4,4	8	4,4
Total	69		244		100		26		173		58		13	

1 = Anzahl der gefangenen Wühlmäuse; 2 = Relative Abundanz, bezogen auf 100 Fallennächte

Tabelle 3

Vergleich der relativen Häufigkeitsänderung von *Clethrionomys rufocanus* in den Sommermonaten 1969 (St. Sjöfallet, Sarek) und 1954 bzw. 1955 (Kilpisjärwi, nach Kalela 1957)

Monat		Stora Sjöfallet/Sarek	Kilpisjärwi	
		1969	1954	1955
Juni	16. — 30.	—	2,9	13,9
Juli	1. — 15.	10,0	9,2	11,8
Juli	16. — 31.	11,5	7,8	14,4
Aug.	1. — 15.	19,3	8,1	27,4
Aug.	16. — 31.	—	10,8	21,4

Clethrionomys rutilus (Pallas) — Polarrötelmaus

C. rutilus ist nach Curry-Lindahl (1968) die seltenste Wühlmaus in Schwedisch-Lappland. Bergstedt (1962) bezeichnet zwar ihr Vorkommen 1960/61 im Vietastal als gemein, jedoch gibt die von ihm angegebene Zahl von nur 3 gefangenen Tieren ebenfalls wenig Anhaltspunkte. Aus dem Vietastal liegen sonst nur spärliche Hinweise für die Zeit nach 1961 vor (Bjärvall 1966). Bjärvall und Franzen (1967) wiesen die Art (1 Ex.) auch im Kvikkjokk-Delta nach.

Auch 1969 war die Populationsdichte von *C. rutilus* im St.-Sjöfallet-Nationalpark weit geringer als die der beiden anderen Rötelmausarten (*C. rufocanus* und *C. glareolus*). Erst ab Mitte August war ein spürbarer Anstieg der Populationsdichte zu verzeichnen (u. a. 1 Tier oberhalb der Baumgrenze). Der Index für den Gesamtbereich der borealen und subalpinen Region (einschließlich Finnland) lag mit 0,98 dennoch sehr niedrig. Im Sarek wurde *C. rutilus* überhaupt nicht gefangen.

Im Bereich des Untersuchungsgebietes wurden *C. rutilus* und *C. glareolus*, die sich nach der Hypothese von Steven (1955) ökologisch ausschließen, bisher nur im Vietastal und Kvikkjokk nachgewiesen. Neu ist der Nachweis beider Arten in der Umgebung von Ruokto.

Microtus agrestis (Linnaeus) — Erdmaus

Die Erdmaus wurde mit Ausnahme von Rovanniemi überall angetroffen. Eine Bevorzugung bestimmter Biotope ist kaum erkennbar. Sie kam sowohl an überschwemmten

Tabelle 4

Fangergebnisse von *M. agrestis* im Sommer 1969 in Schwedisch- und Finnisch-Lappland unter Berücksichtigung aller Biotope

Monat		1	2	3	4
Juli	1. — 15.	24	690	3,4	St. Sjöfallet/Sarek
Juli	16. — 31.	73	886	8,3	St. Sjöfallet/Sarek
Aug.	1. — 15.	49	800	6,1	St. Sjöfallet/Sarek
Aug.	16. — 31.	27	350	7,7	Inari-See
		173	2726	$\bar{x} = 6,4$	

1 = Anzahl von *M. agrestis;* 2 = Anzahl der Fallen; 3 = Index von 100 Fallennächten; 4 = Ortsangabe.

als auch an relativ trocknen Orten vor. Bergstedt (1962) fing zwar nur 3 Exemplare im Vietastal, doch räumt er ein, daß das geringe Fangergebnis nicht der tatsächlichen Häufigkeit entspricht. Die gesammelten Eulengewölle wiesen einen wesentlich höheren Prozentsatz auf.

Mit 173 Exemplaren und einem Gesamtindex von 6,4 war die Erdmaus im Sommer 1969 nach *C. rufocanus* am häufigsten. Möglicherweise blieb sie dennoch unterrepräsentiert, da sie in der Regel gleiche Biotope bevorzugt wie *C. rufocanus,* so daß eine gewisse Fangkonkurrenz und damit zu geringe Zahl von Erdmäusen anzunehmen ist.

Überraschend hoch ist der Anteil der gefangenen Exemplare in der alpinen Region in Grauweidengebüschen mit sumpfigem Untergrund. Auffallend ist auch der Index von 19,8 auf Bruchmooren in der Birkenwaldregion. Man kann hier bereits von einer echten Massenvermehrung sprechen.

Microtus oeconomus (Pallas) — Sumpfmaus

Kulturflächen besitzen für *M. oeconomus* im allgemeinen eine große Anziehungskraft. In Kilpisjärwi verursacht er auf Feldern und Heuwiesen jährlich beträchtliche Schäden (Tast 1968). Im Untersuchungsgebiet fehlt Kulturland, so daß er auf seine natürlichen Biotope angewiesen bleibt. Die östliche Seite des Vietastals, das durch ein größeres Moor zum Satisjaure hin abgeschlossen wird, ist in der Literatur mehrfach als Fundort genannt worden (Curry-Lindahl 1968; Bergstedt 1962; Bjärvall 1966). 1969 fingen wir 9 Exemplare in den Überschwemmungszonen am Vietasjokk und seinen kleineren Zuflüssen.

Unerwartet war das Auftreten von *M. oeconomus* in der Grauweidenregion der Pårtefjällebene. Alle 5 Tiere wurden an trockenen Moorrändern gefangen. Tast (1966) nimmt an, daß *M. oeconomus* nur in Jahren starker Vermehrung bis in die Weidenregion hinaufgeht. Die Population scheint insgesamt von Mitte Juli (7 Ex.) bis Mitte August (20 Ex.) schnell zugenommen zu haben. Am Inari-See wurden an 2 Tagen 16 von 17 Sumpfmäusen wahrscheinlich schon in ihrem Winterquartier gefangen. Die Zahlen differieren insofern, als die Art am Inari-See im Gegensatz zu Schwedisch-Lappland praktisch einer Kolonie angehörte.

Nach den Befunden verschiedener Autoren scheinen *M. oeconomus* und *M. agrestis* ökologische Konkurrenten zu sein. In Südnorwegen gibt es *M. oeconomus* in größerer Höhe (Andersson und Hansson 1966). Stevens (1955) nimmt an, daß die Sumpfmaus dort die in unteren Lagen häufigere *M. agrestis* ersetzt. In Nordlappland leben beide Arten in gleichen Biotopen, vornehmlich auf Heuwiesen, wobei *M. oeconomus* gegenüber *M. agrestis* dominiert (Tast 1968).

Ein wichtiger Faktor für die Besiedlung verschiedener ökologischer Nischen scheint die jeweilige Populationsdichte der Konkurrenten zu sein. Im St.-Sjöfallet-Nationalpark war erst mit zunehmender Bestandsdichte von *M. oeconomus* ein gleichzeitiger Rückgang der Erdmaus im selben Biotop offenkundig. Während beide Arten noch Anfang Juli im Vietastal (3) nebeneinander gefangen wurden, nahm *M. oeconomus* im Weidendickicht und auf den Alluvialwiesen bei Ruokto (8) eine dominierende Stellung ein. Lediglich *Arvicola terrestris* und *Clethrionomys rutilus* wurden im gleichen Komplex gefangen, während *M. agrestis* eindeutig auf die trockneren Randgebiete abgedrängt worden war.

Arvicola terrestris (Linnaeus) — Ostschermaus

Die Ostschermaus trat lediglich in Ruokto (8) auf, und zwar sowohl im Nadel- als auch im Mischwald. Sie wurde stets am Wasser oder nur wenige Meter davon entfernt in der Nähe einer kleinen Lappensiedlung gefangen (13 Exemplare).

Die Verbreitung von *A. terrestris* im St.-Sjöfallet-Nationalpark ist schwer abzuschätzen, da sie in anderen Biotopen nicht beobachtet wurde. In der Beschreibung der beiden Nationalparks wird ihre Verbreitung kurz für die boreale Zone mit unterschiedlicher Fluktuation angedeutet (Curry-Lindahl 1968). In dem Artenverzeichnis derselben Abhandlung ist sie nicht aufgeführt. Dies darf wohl als Anzeichen dafür gewertet werden, daß sie im nordschwedischen Gebirge nur sporadisch zu finden ist. Bjärvall (1966) hat nur 1963 jeweils ein Exemplar im Birkenwald in der Umgebung des Vietastals und am Satisjaure beobachtet. Möglicherweise sind einige der großen Fallen, die im Vietastal ausgelegt worden waren, von dieser Art verschleppt worden.

Lemmus lemmus (Linnaeus) — Berglemming

Am Alep-Kerkau (1) wurde der Lemming vornehmlich im Bruchmoor und vereinzelt auch im lichten Birkenwald mit charakteristischem Unterwuchs von Gräsern, *Trollius, Geranium* und *Equisetum* gefangen. Einzelne Individuen wurden teilweise in unmittelbarer Nähe des Langas beobachtet, also nur 400 m ü. M. Mit 9 Tieren und einem Index von 2,8 war die Populationsdichte zu diesem Zeitpunkt durchaus normal. Etwas unerwartet war das Fehlen des Lemmings sowohl in der unteren subalpinen Region als auch im Nadelwald des Vietastals. Da er aber in anderen Jahren in diesem Gebiet nicht selten ist, muß die Fortpflanzungsrate 1968 so gering gewesen sein, daß keine Abwanderung in die unteren Regionen stattgefunden hatte.

Tabelle 5

Relative Häufigkeit von *Lemmus lemmus* und *C. rufocanus* in der Grauweidenregion

	Pårtefjäll 31. 7.—5. 8. 69		Vakkotavare 19. 8.—21. 8. 69	
	1	2	1	2
Lemmus lemmus	53	15,1	3	4,3
C. rufocanus	6	3,2	21	31,4

1 = Anzahl der gefangenen Tiere; 2 = Zahl auf 100 Fallennächte.

Auf der Pårtefjällebene befanden sich die meisten Lemminghöhlen an Bachläufen mit dichtem Weidengebüsch. Von 55 Individuen gehören immerhin 47 diesem Bereich an. In der Unterregion der Zwergstrauchheiden waren erwartungsgemäß die Schneebodengesellschaften von Lemmingen bevorzugt, während die Deflationsheiden auf höher gelegenen Niveaus keine Besiedlung erkennen ließen. Nur 1 Exemplar wurde in der Grasheide oberhalb 1200 m gefangen.

Obwohl der Index für die untere alpine Zone in der ersten Augusthälfte mit 13,6 recht hoch lag, ließen die Lemminge noch keine Wandertendenz erkennen. Daß aber zumindest schon Jungtiere abzuwandern begannen, zeigte sich bei der Rückkehr vom Sarek-Nationalpark nach Kvikkjokk, als im Nadelwald des *Geranium-Myrtillus*-Typs vereinzelt Lemminge beobachtet wurden.

In Vakkotavare (17. 8.—20. 8. 69) sahen wir in der Birkenregion tagsüber zahlreiche Lemminge, die sich offensichtlich in Wanderstimmung befanden. Jedenfalls standen die Fangergebnisse (Weidenregion: 3 Ex., Index auf 100 Fallennächte: 4,3; Subalpine Region: 1 Ex., Index: 1,5) in keinem Verhältnis zu der tatsächlichen Häufigkeit. Wahrscheinlich hatte sich die Population einerseits durch Abwanderung von Jungtieren vermindert, zum anderen schien eine gewisse Unruhe von allen Tie-

ren Besitz ergriffen zu haben, so daß die Köderwirkung der Fallen nachgelassen hatte. Es ist anzunehmen, daß die jahreszeitlich bedingte Umsiedlung in geeignete Winterbiotope, die guten Schneeschutz gewähren, eingesetzt hatte (Ekman 1907; Kalela 1949, 1961; Curry-Lindahl 1961; Frank 1962). Möglicherweise war die Vermehrung bis Ende August sogar soweit vorangeschritten, daß der „proximate-factor" (Frank 1962) ausgelöst worden war, nämlich die vorzeitige Abwanderung, um einer drohenden Übervölkerung der Biotope entgegenzuwirken.

Zu einer Überschneidung der Biotope und Konkurrenz kann es in Jahren mit Massenvermehrung zwischen dem Lemming und den Rötelmausarten, vor allem mit *C. rufocanus* kommen. Dies traf im Sommer 1969 für die niederen Regionen nicht zu, da der Lemming hier fehlte, doch Curry-Lindahl (1961) und Bergstedt (1962) berichten, daß in manchen Jahren der Lemming auch im Waldbiotop dominiert und damit ein Rückgang von *C. rufocanus* verbunden ist. Immerhin war 1969 eine gegenläufige Tendenz in der Besiedlung der Grauweidenzone (Tab. 5) nachweisbar. Die Abwanderung der Lemminge in Vakkotavare ermöglichte wahrscheinlich erst die enorme Populationsdichte von *C. rufocanus.* Auffällig war, daß ein Teil der Graurötelmäuse an Lemminghöhlen (erkennbar durch die Exkremente vor den Eingängen) gefangen wurde.

II. Vergleichende Untersuchungen an Mageninhalten

Material und Methode

Analysiert wurden die Mageninhalte von 220 Wühlmäusen. Weitgehend verdaute Mageninhalte wurden nicht verwertet.

Die Mägen waren in Alkohol konserviert, und ihr Inhalt wurde zur Beseitigung lipidhaltiger Substanzen mit 70%igem Alkohol zentrifugiert und vor dem Mikroskopieren mit Chloralhydrat erhitzt. Von jedem Mageninhalt wurden auf Objektträgern in 2—4 Ausstrichen die Substratreste unter gekammerten Deckgläsern ausgezählt, um eine prozentuale Verteilung auf die einzelnen Pflanzengruppen und -abschnitte vorzunehmen. Die Substratreste wurden nach der Größe in 5 Klassen gegliedert:

Klasse I: Länge 50— 250 μ = 1 Einheit
Klasse II: Länge 250— 500 μ = 2 Einheiten
Klasse III: Länge 500— 750 μ = 3 Einheiten
Klasse IV: Länge 750—1000 μ = 4 Einheiten
Klasse V: Länge über 1000 μ = 5 Einheiten

Zur Quantifizierung wurden die Einheiten addiert. Die Pollenanalyse diente zur genaueren Bestimmung der Substratkomponenten, um Hinweise auf die Pflanzengattung zu erhalten. Vergleichsschnitte an gesammelten Gräsern aus dem Ursprungsgebiet gaben die Möglichkeit, anhand der Spaltöffnungstypen einige Cyperaceen und Gramineen zu unterscheiden.

Ergebnisse

Lemmus lemmus

Die Zusammensetzung der Nahrung beim Lemming scheint vom jeweiligen Biotop abzuhängen (Tab. 6). Klare Präferenzen hinsichtlich der Vegetation zeigten die Tiere sowohl im Bruchmoor als auch im Wiesenbirkenwald, jedoch sind hier aufgrund der geringen Anzahl der Mägen nur begrenzt Rückschlüsse möglich. In Bruchmooren wurden Moose und Gräser bevorzugt. Bei den Moosen dominierten *Hyloconium splendens, Dicranum* spec., *Polytrichum* spec. und *Pleurozium schreberi.* Dies hängt wohl im wesentlichen mit ihrer Häufigkeit in Bruchmooren zusammen. Erstaunlich war, daß Torfmoose trotz ihrer Häufigkeit eindeutig verschmäht wurden. Nur einmal fanden sich *Sphagnum*-Reste. Ericaceen-, Gramineen- und Cyperaceen-Pollen waren

Tabelle 6

Prozentuale Verteilung der Nahrungskomponenten bei *Lemmus lemmus* in den verschiedenen Biotopen

Biotop	Moose	Gräser	Dikotyledonen	andere Bestandteile	n Mägen
Bruchmoor	56	31	9	4	6
Wiesenbirkenwald	21	25	49	5	3
Zwergstrauchheiden	23	71	6	—	4
Grauweidenzone[1]	32	38	22	8	13
Grauweidenzone[2]	29	55	4	12	5
Grasheide	7	27	3	—	1

[1] feuchtere Standorte mit Lemmingbauen direkt an Bachläufen. — [2] trocknere Standorte innerhalb der Grauweidenregion.

in allen Mägen häufig, sicherlich kein Beweis dafür, daß diese Pflanzen tatsächlich gefressen worden waren.

Die Nahrungsaufnahme im Wiesenbirkenwald wich deutlich gegenüber anderen Biotopen ab. Die üppige Flora mit durchweg jungen Trieben hatte einen großen Anreiz für Lemminge, die Blattspitzen, Stengelabschnitte, Blüten und bei Gräsern ganze Blütenstände verzehrt hatten. Der hohe Anteil an Dikotyledonen überraschte, da in der Literatur angenommen wurde, daß Lemminge fast ausschließlich Gräser und Moose verzehren (u. a. Kalela 1961).

In den Zwergstrauchheiden waren Cyperaceen und Gramineen relativ häufig. Die Unterregion der Grauweiden gibt zunächst ein uneinheitliches Bild, das sich aber ändert, wenn man feuchtere Biotope trockneren gegenüberstellt. Lemminge, die ihre Baue an Bachläufen angelegt hatten, zeigten offensichtlich auch eine gewisse Vorliebe für Dikotyledonen. Umgekehrt tendierten Lemminge weiter weg vom Wasser eindeutig zu Gräsern. Das kann zum Teil dadurch erklärt werden, daß Dikotyledonen auf offeneren Flächen der alpinen Region weitgehend trockenresistent sind und wahrscheinlich wegen ihres hohen Anteils an Sklerenchymelementen als Nahrung nicht in Frage kommen.

Unter Berücksichtigung der Pollenanalyse kann man mit einem gewissen Vorbehalt für die gesamte alpine Region *Juncus* spec., *Carex rostrata, C. vagina* und *Poa* spec. beim Lemming als beliebteste Gräser angeben. Einige Arten konnten nicht näher bestimmt werden. Die Auswahl der Blütenpflanzen scheint auf einige wenige Arten beschränkt zu sein, da das Material im Gegensatz zu den Gräsern und z. T. auch Moosen sehr gleichförmig war. Von Saxifraga-Gewächsen fanden sich eine Reihe von Blütenresten und Pollenkörnern in den Mägen; *Saxifraga stellaris* wurde auch in Gefangenschaft von einem Lemming gefressen. Nimmt man die Anzahl der gefundenen Pollen von Blütenpflanzen für die Nahrungsanalyse als Grundlage, so ergäbe sich eine Reihenfolge von *Saxifraga stellaris, Cerastium* spec., *Cicaria alpina, Cornus suecica* (verblüht, Pollen also älteren Datums) und Compositae spec.

Clethrionomys rufocanus

Die Magenanalysen zeigen, daß die Nahrung der Graurötelmaus in allen Biotopen eine annähernd gleichmäßige Zusammensetzung hat (Tab. 7). Die Unterteilung in verschiedene Vegetationszonen ändert am Gesamtbild nur wenig.

Das Nahrungsspektrum ist groß. Dikotyledonen überwiegen bei weitem. Rinde

Tabelle 7

Prozentuale Aufteilung der Nahrungsbestandteile bei *C. rufocanus*

Biotop	Moose	Gräser	Diko-tyledonen	andere Bestand-teile	n Mägen
Nadelwald	24	30	41	5	5
subalpine Region	19	17	62	2	13
Grauweidenregion	13	15	62	10	5

von Sträuchern — nach der Anzahl der Pollen zu schließen, handelt es sich fast ausschließlich um *Vaccinium myrtillus* und *V. vitis-ideae* — bildet einen erheblichen Anteil. Erst dann folgen Gräser und Moose in etwa dem gleichen Verhältnis.

Eine Spezialisierung auf bestimmte zweikeimblättrige Pflanzen ist nicht zu erkennen. Das Zellmaterial ist weniger gleichförmig als beim Lemming, zudem weisen die Pollenkörner auf einen gewissen Artenreichtum hin. Wichtige Anhaltspunkte für die Nahrung gaben auch Pflanzenreste an den Eingängen der Baue von *C. rufocanus*. Gefunden wurden abgebissene Stengel und Blätter von *Equisetum* spec., *Geranium silvaticum, Viola biflora, Trollius europaeus, Cornus suecica, Astragalus* spec. und *Deschampsia* spec., deren Häufigkeit in der angegebenen Reihenfolge abnimmt.

Die Moose sind weniger artenreich und bestehen vor allem aus *Dicranum* spec., *Hypnum* spec., *Hyloconium* spec. und *Polytrichium*. Torfmoose fehlen völlig. Flechten konnten ebenfalls nicht festgestellt werden, doch dürften sie in manchen Jahreszeiten die Nahrung ergänzen (Kalela 1957).

Gräser machen etwa 15—30 % aus. Ihr Anteil ist mit dem Moose zu vergleichen. Auf offenen Flächen könnten sie eine bedeutendere Rolle spielen. Bei einem Magenpräparat betrug der Anteil an Gräsern immerhin etwa 50 %. Wo *Selaginella* wächst, wird sie von *C. rufocanus* sowie *C. glareolus* gerne gefressen.

Gegen Ende des Sommers nehmen Rinde und reifende Blau- und Preiselbeeren zu. Nach Kalela (1957) bilden *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Phyllodoce caerulea, V. vitis-idaea* und *Empetrum nigrum* im Winter den Hauptbestandteil der Nahrung. Da Gräser und Kräuter im Herbst zu verwelken beginnen und Moose weiterhin nur zu einem geringen Prozentsatz aufgenommen werden, dürfte es verständlich sein, daß Sträucher an Bedeutung gewinnen, zumal Beeren nicht mehr als Nahrung zur Verfügung stehen.

Clethrionomys rutilus — C. glareolus

Da beide Arten in sehr ähnlichen Biotopen leben, stellt sich die Frage, ob sie auch in der Nahrung übereinstimmen. Tab. 8a gibt einen Überblick der Nahrung in Biotopen, in denen jeweils nur eine der beiden Arten vertreten war. Tab. 8b bezieht

Tabelle 8a

Prozentuale Verteilung der Nahrungskomponenten bei *C. rutilus* und *C. glareolus* in Biotopen, die nicht von beiden Arten besiedelt wurden

Art	Moose	Gräser	Diko-tyledonen	andere Bestand-teile	n Mägen
C. rutilus	9	12	24	56	10
C. glareolus	—	22	37	41	11

Tabelle 8b

Prozentuale Verteilung der Nahrungskomponenten bei *C. rutilus* und *C. glareolus* in einem Biotop, in dem beide Arten gemeinsam vorkamen (Ruokto)

Art	Moose	Gräser	Diko-tyledonen	andere Bestand-teile	n Mägen
C. rutilus	13	5	15	67	9
C. glareolus	—	26	28	46	5

sich auf Ruokto, dem einzigen uns bekannten Biotop im St.-Sjöfallet-Nationalpark, wo *C. rutilus* und *C. glareolus* im Sommer 1969 gemeinsam vorkamen.

Die Mageninhalte von *C. glareolus* und *C. rutilus* unterscheiden sich deutlich voneinander. Besonders auffällig ist, daß Moose bei *C. glareolus* völlig fehlten. Andererseits waren Dikotyledonen bei ihm zeitweise häufig, gingen aber gegen Ende des Sommers wieder zurück. Den wichtigsten Nahrungsbestandteil bildeten bei *C. glareolus* jedoch Rindenstücke, die nicht nur — wie bei *C. rufocanus* — von *Vaccinium*-Sträuchern, sondern vermutlich auch von tief hängenden Zweigen einiger Laubhölzer stammten. Hinzu kamen nicht näher definierte Samen. Die Polarrötelmaus bevorzugt dagegen Beeren verschiedener Zwergsträucher, während Rinde nur ziemlich sporadisch anzufallen scheint. Gewisse Gemeinsamkeiten hinsichtlich der Ernährung bestehen zwar, da beide Arten Beeren, Rinde, Samen und *Equisetum* fressen, doch ist bei *C. glareolus* der Anteil an Rinde, *Equisetum* und *Selaginella* ungleich höher als bei *C. rutilus*.

Die Gegenüberstellung der Nahrungskomponenten von *C. rutilus* und *C. glareolus* in Tab. 8 a und b zeigt, daß beide Rötelmäuse selbst bei gleicher Biotopfrequenz ihre Lebensgewohnheiten nicht grundlegend verändern. Ernährungsbiologisch scheinen beide Arten also verschiedene ökologische Nischen besetzt zu haben und zumindest in dieser Hinsicht keine starken Konkurrenten zu sein. Die Ergebnisse müssen jedoch gegen den Hintergrund einer relativ kurzen Zeitspanne unter besonderen klimatischen Bedingungen gesehen werden. Es besteht kein Zweifel, daß sich die ökologischen Voraussetzungen während der verschiedenen Jahreszeiten wandeln.

Microtus agrestis — M. oeconomus

Die Nahrung von *M. agrestis* besteht fast ausschließlich aus Gräsern, Kräutern, Rindenstücken und Beeren (Tab. 9). Der Anteil an Kräutern scheint bei dieser Art sowohl in der Nadelwald- als auch alpinen Region zu überwiegen, doch muß man hier

Tabelle 9

Prozentuale Verteilung der Nahrungskomponenten bei *M. agrestis*

Biotop	Moose	Gräser	Diko-tyledonen	andere Bestand-teile	n Mägen
boreale Zone	unter 5	35	44	16	22
subalpine Zone	unter 10	46	31	13	12
Grauweidenzone	19	43	27	11	3

lokale Unterschiede hinsichtlich der Topographie und Vegetation in Erwägung ziehen. An lichteren Standorten (vermoorte Flächen, sumpfige Wiesen etc.) werden Gräser bevorzugt, während sich die Nahrung in kräuterreichen Biotopen — u. a. an Bachläufen — zum größeren Teil aus Dikotyledonen zusammensetzt. In der Uferzone des Kalakjokk (5) betrug der Anteil an Dikotyledonen z. B. 60—70 %.

Die Pollenanalyse bestätigt, daß die Nahrung sehr abwechslungsreich sein dürfte. Insgesamt kommen 7—10 verschiedene Gräser in Frage, wobei bestimmte *Carex*-Arten und Gramineen dominieren. Bei den Dikotyledonen ergibt sich eine noch größere Auswahl.

M. oeconomus bevorzugt wie die meisten anderen Kleinnager Lapplands reproduktive Teile der Pflanzen (Tab. 10). Ferner waren Rindenstücke sowie Reste unterirdischer Pflanzenorgane vorhanden (32 %), die vor allem Mitte August zunahmen. Der Konsum an Gräsern überstieg den bei *M. agrestis* beträchtlich, entspricht aber den Erwartungen, da *M. oeconomus* mehr als die Erdmaus sumpfige Stellen mit entsprechendem Graswuchs besiedelte.

Tabelle 10

Prozentuale Verteilung der Nahrungskomponenten bei *M. oeconomus*

Biotop	Moose	Gräser	Dikotyledonen	andere Bestandteile	n Mägen
Stora Sjöfallet/Sarek	7	69	19	7	10
Inari-See	5	48	15	32	6

Moose sind mit einer Ausnahme (72 %; in Tab. 10 nicht berücksichtigt) kaum beachtet worden, während Fütterungsversuche bei Tieren in Gefangenschaft gezeigt hatten, daß Moossporangien offensichtlich gerne genommen werden (Tast 1966). Gegen Ende des Sommers waren um so mehr Speicherorgane und basale Pflanzenabschnitte in den Mägen vorhanden (Inari-See).

Die Magenanalysen zeigen, daß die Nahrung von *M. agrestis* abwechslungsreicher als die von *M. oeconomus* ist. Die Vielseitigkeit der Erdmaus kann daher offenbar als Ursache ihrer Verbreitung in allen Biotopen angesehen werden. Die Ergebnisse korrespondieren mit den Angaben Kalelas (1962), demzufolge *M. agrestis* neben Gramineen und Cyperaceen noch Kräuter als Nahrung aufnimmt.

Da die skandinavischen *Microtus*-Arten eine ausgeprägte Vorliebe für Kulturflächen hegen, ist anzunehmen, daß sie hier als Nahrungskonkurrenten auftreten. Der Vergleich der Mageninhalte beider Wühlmäuse aus dem Überschwemmungsgebiet des Vietastals bestätigt, daß dort, wo beide Arten nebeneinander vorkommen, auch gleiche Nahrungspräferenzen zu bestehen scheinen. Der Anteil an Gräsern lag jeweils über 70 % (Erdmaus: 5 Mägen, Sumpfmaus: 3 Mägen).

Allgemein trifft für die Kleinsäugerpopulation in Lappland zu, daß im Frühjahr u. a. Blüten und überhaupt junge Pflanzenabschnitte als Nahrungsgrundlage dienen. Im Herbst werden schließlich Früchte, Samen, Rinde, basale bzw. unterirdische Pflanzenteile sowie bereits gebildete Winterknospen vornehmlich verbraucht, wenngleich die Zusammensetzung der Nahrung bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich sein kann. Klimatische, pflanzensoziologische und interspezifische Faktoren mit wechselseitigen Wirkungen dürften die Ursache hierfür sein.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. J. Niethammer danken wir für wertvolle Hinweise bei der Durchführung unserer Untersuchungen in Lappland und für das rege Interesse an der Arbeit.

Zusammenfassung

Vom Juni bis August 1969 wurden in den schwedischen Nationalparks „Stora Sjöfallet" und „Sarek" Kleinsäuger gefangen, um ihre ökologische Verteilung und ihre Ernährungsweise zu untersuchen.

Die Wühlmausarten *Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis* und *Lemmus lemmus* standen offenbar kurz vor einer Massenvermehrung. Unter den Insektenfressern dominierte *Sorex araneus,* wogegen *Sorex minutus* und *S. caecutiens* nur sporadisch im nordschwedischen Gebirge gefunden wurden.

Die Mageninhalte der Wühlmäuse wurden grob analysiert, die Pollen zur genauen Bestimmung der Futterbestandteile herangezogen. Die Inhalte variierten beträchtlich mit der Vegetation im Biotop, insbesondere bei *Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus* und *Lemmus lemmus.*

Daneben fanden sich aber auch quantitative Unterschiede in der Zusammensetzung der Nahrung zwischen Zwillingsarten wie *Clethrionomys rutilus* und *C. rufocanus.*

Summary

A contribution to the ecology of the small mammals in two nationalparks of Swedish-Lapland

Small mammals were trapped in the Swedish National Parks "Stora Sjöfallet" and "Sarek" from June till August 1969 in order to evaluate their ecological distribution and their food.

The voles *Clethrionomys rufocanus, Microtus agrestis,* and *Lemmus lemmus* probably were at the beginning of an overpopulation. Among the insectivores, *Sorex araneus* was the dominating species, while *S. minutus* and *S. caecutiens* were only sporadically taken in the mountainous region of northern Sweden.

The stomach contents of the voles were roughly analyzed, and pollens were used as an additional source for the determination of the food stuff. The contents greatly varied with the vegetation of the biotope especially in *Microtus agrestis, Clethrionomys rufocanus* and *Lemmus lemmus.*

Besides quantitative differences in feeding were also found between sibling species, e. g. *Clethrionomys rutilus* and *C. rufocanus.*

Literatur

Aho, J.; Kalela, O. (1966): The spring migration of 1961 in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), at Kilpisjärwi, Finnish Lapland. Ann. Zool. Fenn. **3**, 53—65.

Andersson, A.; Hansson, L. (1966): Smådäggdjurundersöhningar i norra Norge 1965. Fauna och Flora **50**, 49—69.

Bergstedt, B. (1962): Smånagarstudier vid Satisjaure och Vietasjokk i Lule Lappmark. Fauna och Flora **57**, 225—241.

Bjärvall, A. (1966): Landvertebratfaunan kring Vietasjokk och Satisjaure i Lule Lappmark. Fauna och Flora **51**, 109—141.

Bjärvall, A.; Franzén, R. (1967): En inventering av landvertebratfaunan i Kvikkjokk deltat — Tarradalen, 49—57.

Curry-Lindahl, K. (1958): Vertebratfaunan i Sareks och Padjelantas fjällomraden. Fauna och Flora **53**, 97—149.

— (1961): Fjällämmeln *(Lemmus lemmus)* i Sverige under 1960. Fauna och Flora **56**, 1—27.

— (1968): Sarek, Stora Sjöfallet, Padjelanta — three National Parks in Swedish Lapland. Stockholm.

Ekman, S. (1907): Die Wirbeltiere der arktischen und subarktischen Hochgebirgszone im nördlichen Schweden. — Naturwissenschaftliche Untersuchungen des Sarekgebietes in Schwedisch-Lappland **IV**, 1—124.

Erdtmann, G. (1957): Pollen and spore morphology/Plant taxanomy, — Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta.

Frank, F. (1962): Zur Biologie des Berglemmings, *Lemmus lemmus* (L.). Ein Beitrag zum Lemmingproblem. Z. Morph. Ökol. Tiere **51**, 87—164.

KALELA, O. (1949): Über Feldlemming-Invasionen und andere irreguläre Tierwanderungen. Ann. Zool. Soc. „Vanamo" **13,** 1—90.
— (1957): Regulation of reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomys rufocanus* (Sund.). Ann. Acad. Scient. Fenni Ser. A. IV. Biologica. **34,** 1—60.
— (1961): Seasonal change of habitat in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.). Ibid. A IV, **55,** 1—72.
— (1962): On the fluctuations in the numbers of arctic and boreal small rodents as a problem of production biology. Ibid. A IV, **66,** 1—38.
KOPONEN, T. (1964): The sequence of pelages in the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.). Arch. Soc. "Vanamo" **18,** 260—278.
LINDBERG, L. (1960): Djurlivet i Muddus nationalpark efter 15 års fridlysning. Fauna och Flora **55,** 1—30.
MYLLIMÄKI, A.; AHO, J. LIND, E. A.; TAST, J. (1962): Behaviour and daily activity of the Norwegian lemming, *Lemmus lemmus* (L.), during autumn migration. Ann. Zool. Soc. "Vanamo" **24,** 1—31.
STEVEN, D. M. (1955): Smal mammal communities of the north Skandinavian birch forest. J. Animal Ecology **24,** 403—411.
TAST, J. (1966): The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) as an inhabitant of seasonally flooded land. Ann. Zool. Fenn. **3,** 127—171.
— (1968): The root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas) in manmade habitats in Finland. Ann. Zool. Fenn. **5,** 230—240.

Anschriften der Verfasser: Dr. H. BALTRUSCHAT, Börnste 2, D-4408 Dülmen; Dipl.-Biol. J. ÜBERBACH, Venusbergweg 10, D-5300 Bonn

Zum Säuge-Rhythmus von *Tupaia*

Von H. FRAHM

Aus dem Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Frankfurt/M., Neurobiologische Abteilung Direktor: Prof. Dr. med. R. Hassler

Eingang des Ms. 26. 1. 1976

Einleitung

Tupaias werden in zunehmendem Maße als Labortiere gehalten und gezüchtet, so daß sich Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Jungenentwicklung unter Laborbedingungen mehren.

Widersprechende Aussagen finden sich in bezug auf die Säuge-Intervalle. Die Angaben reichen von „usually twice a day" (SHIMADA 1973), über einmal täglich (SPRANKEL 1961) bis zu „every other day" (SCHWAIER 1973; MARTIN 1968; D'SOUZA und MARTIN 1974). Da dieses Merkmal auch zur Wertung der systematischen Zuordnung der Tupaiidae herangezogen wurde (also zu weitreichenden Schlüssen führte) scheint es angezeigt, einige in unserem Institut gemachte Beobachtungen zu diesem Fragenkomplex hinzuzufügen.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 335—341

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Material und Methode

Die aus Thailand stammenden Zuchttiere (gefangen 30 km nordwestlich von Bangkok im Aug./Sept. 1973) werden paarweise gehalten. Der Käfig für die Registrierung der Säugezeiten und -mengen ähnelt dem von SCHWAIER (1973) beschriebenen mit folgender Modifikation: Schlaf- und Wurfkasten stehen frei beweglich auf je einer Waage (Sartorius Sartomat), die an eine Registrier-Einrichtung angeschlossen sind (Rechner mit fest verdrahteter Funktion für Mittelwertbildung). Variiert werden kann das Intervall der Registrierung und die Anzahl der zur Mittelwertbildung herangezogenen Einzelmessungen. Während der Jungenaufzucht wählten wir ein Intervall von 10 min und ein n von 50. Datum, Zeit, gemittelte Waagenanzeige und n werden auf einen Teletype übertragen und ausgedruckt sowie auf Lochstreifen gestanzt (Teletype-Ausdruck siehe Abb. 1).

Ergebnisse

Mit Hilfe der beschriebenen Apparatur können Angaben zur Tagesperiodik der Zuchttiere gemacht werden: Gegen Abend suchen die Tupaias immer ihren Schlafkasten auf, dabei wird ihr Gewicht fortlaufend registriert; kürzere Ruheperioden während des Tages, die oft außerhalb der Schlafbox gehalten werden, entziehen sich dagegen einer Analyse.

Zweitens gibt der Teletype-Ausdruck Informationen über die Säugezeiten. Die Dauer des Säugens läßt sich bei einem 10-Minuten-Intervall nicht sehr präzise fassen, meistens ist das Weibchen während einer Registrierzeit im Wurfkasten (Säugedauer zwischen 1 und 19 min).

Tupaia-Weibchen zeigen bei der Jungenaufzucht Verhaltensweisen, die für eine automatische Registrierung ideale Voraussetzungen bieten: 1. Nestmaterial ist für eine erfolgreiche Aufzucht nicht erforderlich. 2. Futter wird höchstens in den letzten 2–3 Tagen der Nestlingsperiode eingetragen und 3. veranlaßt das Weibchen die Jungen während der kurzen Säugephase nicht durch Pflegemaßnahmen zur Abgabe von Exkrementen. Nach Untersuchungen von MARTIN (1968) nimmt das Weibchen weder Urin noch Faeces der Jungen auf. Urin wird direkt in das Nest abgesetzt; von den Faeces spricht MARTIN die Vermutung aus, daß, wenn überhaupt feste Exkremente abgegeben werden, die Jungen diese selber aufnehmen, da er nie Kot in der Nestbox fand. Diese Frage scheint uns jedoch nicht restlos geklärt, da nach unseren Erfahrungen bei der Handaufzucht von *Tupaia*-Nestlingen der Kot nicht von den Jungen aufgenommen wurde, was seinen Grund aber möglicherweise in der unnatürlichen Milchzusammensetzung haben kann.

Die Beobachtungen beruhen auf der Auswertung von vier vollständigen (d. h. Geburt bis ca. 30. Lebenstag, abgekürzt Lt.) und zwei teilweise registrierten Säugeperioden von drei verschiedenen Weibchen. Der Tag der Geburt zählt als 1. Lt.

Tabelle 1 gibt eine kurze Übersicht.

In Abb. 2 sind auf der Abszisse die Säugezeiten aufgetragen (jeder fünfte Tag ist durch eine Strichreihe gekennzeichnet), die Höhe der Säulen gibt die aufgenommene Nahrungsmenge wieder.

Aus dem Diagramm geht deutlich hervor, daß unter den Gefangenschaftsbedingungen unserer Tiere keineswegs von einer regelhaften Säuge-Rhythmik gesprochen werden kann. Starke Schwankungen treten sowohl während einer Säugeperiode als auch zwischen zwei Würfen eines Weibchens auf.

Bei dem Wurf 1 C hält das Zuchtweibchen von Paar 1 zunächst einen 2tägigen Säugerhythmus ein. Am dritten Lebenstag der Jungen säugt sie diese zweimal in großem zeitlichen Abstand, am 5. Lt. wiederum zweimal, doch ist die Zeitspanne bereits merklich verkürzt. Am 13. Lt. wird nur einmal gesäugt, der Rhythmus spielt sich auf etwa $1^1/_2$ Tage ein und geht am 25. Lt. der Jungen in regelmäßige 24-Stunden-Intervalle über.

```
00:00  181  75  + A01040,B17241,C22588,.0050
00:10  181  75  + A01040,B17241,C22589,.0050
00:20  181  75  + A01040,B17243,C22588,.0050
00:30  181  75  + A01040,B17243,C22588,.0050
00:40  181  75  + A01040,B17239,C22588,.0050
00:50  181  75  + A01040,B17257,C22588,.0050
01:00  181  75  + A01040,B17262,C22588,.0050
01:10  181  75  + A01040,B17262,C22588,.0050
01:20  181  75  + A01040,B17257,C22587,.0050
01:30  181  75  + A01040,B17260,C22587,.0050
01:40  181  75  + A01040,B17261,C22587,.0050
01:50  181  75  + A01040,B17255,C22586,.0050
02:00  181  75  + A01040,B17253,C22584,.0050
02:10  181  75  + A01040,B17253,C22585,.0050
02:20  181  75  + A01040,B17251,C22584,.0050
02:30  181  75  + A01040,B17249,C22584,.0050
02:40  181  75  + A01040,B17247,C22544,.0050
02:50  181  75  + A01040,B17250,C22584,.0050
03:00  181  75  + A01040,B17248,C22584,.0050
03:10  181  75  + A01040,B17248,C22583,.0050
03:20  181  75  + A01040,B17250,C22582,.0050
03:30  181  75  + A01040,B17242,C22583,.0050
03:40  181  75  + A01040,B17238,C22582,.0050
03:50  181  75  + A01040,B17237,C22582,.0050
04:00  181  75  + A01040,B17243,C22581,.0050
04:10  181  75  + A01040,B17251,C22580,.0050
04:20  181  75  + A01040,B14874,C22580,.0050
04:30  181  75  + A01040,B14873,C24894,.0050
04:40  181  75  + A01040,B14873,C22853,.0050
04:50  181  75  + A01040,B15080,C22853,.0050
05:00  181  75  + A01040,B14873,C22853,.0050
05:10  181  75  + A01040,B15082,C22852,.0050
05:20  181  75  + A01040,B14873,C22839,.0050
05:30  181  75  + A01040,B14879,C22839,.0050
05:40  181  75  + A01040,B14965,C23058,.0050
05:50  181  75  + A01040,B14873,C22838,.0050
06:00  181  75  + A01040,B14873,C22838,.0050
06:10  181  75  + A01040,B14873,C22838,.0050
06:20  181  75  + A01040,B14873,C22837,.0050
06:30  181  75  + A01040,B14873,C22837,.0050
06:40  181  75  + A01040,B14873,C22796,.0050
06:50  181  75  + A01040,B14873,C22836,.0050
07:00  181  75  + A01040,B14873,C22835,.3050
07:10  181  75  + A01040,B14874,C22834,.0050
07:20  181  75  + A01040,B14873,C22834,.0050
07:30  181  75  + A01040,B14873,C22834,.0050
07:40  181  75  + A01040,B15064,C22834,.0050
07:50  181  75  + A01040,B14874,C22834,.0050
08:00  181  75  + A01040,B14874,C22834,.0050
08:10  181  75  + A01040,B14874,C22834,.0050
08:20  181  75  + A01040,B14874,C22833,.0050
08:30  181  75  + A01040,B14874,C22833,.0050
08:40  181  75  + A01040,B14874,C22833,.0050
08:50  181  75  + A01040,B14874,C22833,.0050
09:00  181  75  + A01040,B17085,C22833,.0050
09:10  181  75  + A01040,B17113,C22832,.0050
09:20  181  75  + A01040,B17148,C22825,.0050
09:30  181  75  + A01040,B17125,C22823,.0050
09:40  181  75  + A01040,B17102,C22819,.0050
09:50  181  75  + A01040,B17100,C22816,.0050
10:00  181  75  + A01040,B17094,C22774,.0050
10:10  181  75  + A01040,B17109,C22816,.0050
10:20  181  75  + A01040,B17098,C22816,.0050
10:30  181  75  + A01040,B14866,C22815,.0050
10:40  181  75  + A01040,B14865,C22815,.0050
10:50  181  75  + A01040,B14865,C22815,.0050
11:00  181  75  + A01040,B14865,C22815,.0050
11:10  181  75  + A01040,B14865,C22815,.0050
11:20  181  75  + A01040,B17109,C22814,.0050
11:30  181  75  + A01040,B17105,C22814,.0050
11:40  181  75  + A01040,B17095,C22813,.0050
11:50  181  75  + A01040,B17096,C22813,.0050

  1     2   3        4        5      6      7
```

Abb. 1. Teletype-Ausdruck der Waagen-Registrierung. 1 = Uhrzeit; 2 = Tag; 3 = Jahr; 4 = A Anschluß für Waage A (hier unbesetzt); 5 = B Anschluß für Waage B (mit Schlafbox des Weibchens); 6 = C Anschluß für Waage C (mit Nestbox der Jungen); 7 = Anzahl der gemittelten Einzelmessungen

Tabelle 1

Gefangenschaftswurf			beobachtet	
Wurf Nr.		von Paar	von	bis
15 C	3.	15	Geburt	30. Lt.
2 C	3.	2	Geburt	30. Lt.
1 C	3.	1	Geburt	30. Lt.
1 D	4.	1	2. Lt.	30. Lt.
15 H	8.	15	Geburt	28. Lt.
1 I	9.	1	Geburt	30. Lt.

Der folgende Wurf des gleichen Weibchens (1 D) wird vom 3. Lt. an täglich gesäugt, mit einer kleinen Abweichung um den 13. Lt. Die Jungen von 1 I (geworfen ca. 1 Jahr später als die beiden vorigen) werden ebenfalls recht regelmäßig einmal pro Tag gesäugt. Auch bei diesem Wurf gibt es kleinere Abweichungen um den 10.–12. Lt.

Das Weibchen von Paar 15 hält bis zum 7. Lebenstag der Jungen einen 2tägigen Rhythmus ein, danach verkürzt er sich auf ca. 1½ Tage (bis zum 20. Lebenstag) und geht vom 21. Lt. an bis zum Ende der Säugezeit in eine 24stündige Periode über. Dieser Wurf scheint von besonderem Interesse, denn er liegt zeitlich besonders nahe am Fangtermin (d. h. 5 Monate später) und kann daher am ehesten als repräsentativ für das Verhalten der *Tupaia*-Weibchen in freier Wildbahn angesehen werden. Der 8. Gefangenschaftswurf (15 H) dieses Weibchens wird bis zum 7. Lt.

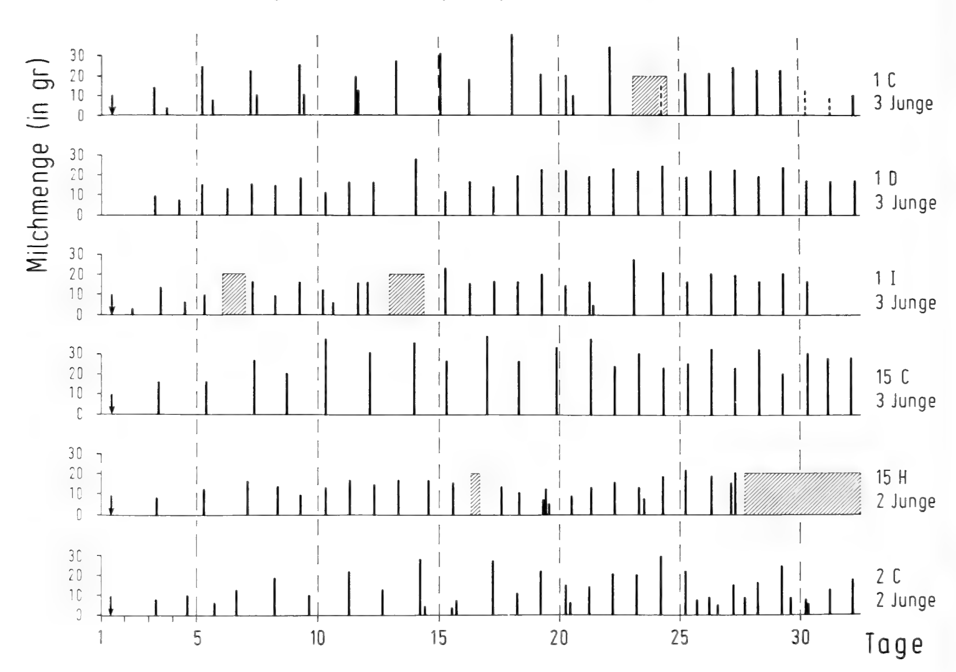


Abb. 2. Säugezeiten und Milchmenge. Zeichenerklärung: Pfeil = Geburt; schraffierte Blöcke = Ausfall der Registrierung; durchgezogene Linien = Milchmenge in g; gestrichelte Linien (bei Wurf 1 C) = Milchmenge, die während kurzer Ausfallzeit mindestens aufgenommen wurde (zeitliche Zuordnung unsicher). Zur besseren Orientierung ist jeder 5. Tag mit einer dünn gestrichelten Linie gekennzeichnet

alle 2 Tage gesäugt, danach erfolgt ein schneller Übergang zu 24stündigem Rhythmus mit einigen Abweichungen gegen Ende der Säugeperiode.

Einem besonders häufigen Wechsel der Säugeintervalle sind die Jungen des Weibchens von Paar 2 unterworfen. Vom 3. bis zum 7. Lt. täglich gesäugt, werden sie vom Weibchen bis zum 18. Tag in 1½tägigem Rhythmus aufgesucht, dann wieder täglich, ab 25. Lt. sogar zweimal pro Tag. Interessanterweise liegt auch dieser Wurf zeitlich nicht weit entfernt vom Fang der Mutter in freier Wildbahn (7 Monate).

Die beim Säugen abgegebene Milchmenge ist außerordentlich groß. Das Maximum beträgt 41,3 g Milch bei einem Körpergewicht des nichtträchtigen Weibchens von 180 bis 200 g. Werte um 20 g pro Saugakt sind die Regel (bei 3 Jungtieren).

Die Angaben von Sprankel (1961), wonach die Jungen pro Mahlzeit je 4–5 g Milch aufnehmen, scheinen angesichts der oben angeführten Werte minimal, liegen bei 24stündigem Säugen jedoch durchaus im Bereich der Norm. Dagegen stellt ein Säugen am 28. Tag keinen Extremfall dar (Sprankel 1961); in unserer Zucht bleiben die Jungen bis zum 32./33. Lt. im Nestkasten und werden vom Weibchen gesäugt. Die Milchmenge ist bis zum Ende der Säugeperiode recht konstant, die maximale Leistung liegt im Durchschnitt der 6 Würfe am 20. Lt. Auffallend ist, daß besonders große Milchmengen abgegeben werden, wenn das Weibchen „außerplanmäßig" während der Nacht den Wurfkasten aufsucht.

Normalerweise wird die Zeit um Sonnenaufgang für das Säugen der Jungen bevorzugt. Abb. 1 zeigt einen solchen normalen Ablauf: Das Weibchen verbringt die Nacht im Schlafkasten B, die Jungen liegen in Nistkasten C. Bis ca. 4.10 Uhr hält sich das Weibchen im Schlafkasten auf, verläßt ihn dann (Gewichtsdifferenz von 237,7 g gibt das Gewicht des Weibchens an diesem Morgen an) und sucht um ca. 4.30 Uhr die Jungen auf. Aus der Gewichtsdifferenz zwischen 4.20 Uhr (Junge allein im Kasten C) und 4.30 Uhr kann geschlossen werden, daß das Weibchen (jetzt 231,4 g schwer) inzwischen keine Nahrung zu sich genommen hat (Differenz von 6,3 g evtl. durch abgesetzte Faeces). Nach Verlassen des Wurfkastens durch das Weibchen läßt sich feststellen, daß die 3 Jungen 27,3 g Milch getrunken haben.

Die Gewichte der Jungen in der Nestbox nehmen im weiteren Verlauf des Tages ständig ab infolge von Verdunstung an der Körperoberfläche und Energieverbrauch. Der auffallende Gewichtssprung von − 1,3 g zwischen 5.10 und 5.20 Uhr kommt nach unseren Erfahrungen so zustande, daß häufig kurz nach dem Säugen Urin von den Jungen abgesetzt wird und dieser relativ schnell verdunstet. Um 5.40 Uhr hat das Weibchen nochmals für kurze Zeit den Wurfkasten betreten (zur Registrierung von 50 Einzelwerten werden etwa 40 sek benötigt; bei einem Weibchengewicht von

Tabelle 2

Bevorzugte Säugezeiten

1	2	3	4	5	6	7	8
1 C	29. 6.	4.07	4.36	4.50—5.10	15	26	57,7
1 D	11. 8.	4.56	5.41	5.40—5.50	26	28	92,9
1 I	26. 7.	4.36	5.18	5.40—6.10	15	30	50,0
15 C	23. 2.	7.25	6.23	6.40—7.10	13	22	59,1
15 H	5. 12.	8.10	8.27	6.50—7.30	11	27	40,7
2 C	18. 4.	5.21	4.30	4.50—5.20	17	33	51,5

1 = Wurfnummer; 2 = Geburtsdatum; 3 = Sonnenaufgang zur Zeit der Geburt; 4 = Sonnenaufgang am 30. Lebenstag; 5 = bevorzugte Säugezeit; 6 = n der Säugeakte in der bevorzugten Säugezeit; 7 = n der Säugeakte während der Nestlingsperiode (30 Tage); 8 = 6 in % von 7.

200 g deutet die Erhöhung des Wertes um 20 g auf 4–5 sek). Von 9.00 bis 10.20 Uhr hält sich das Weibchen, bedingt durch Störungen durch den Tierpfleger, im Schlafkasten auf. Die 3 Jungen verlieren im Verlaufe der 7 Stunden zwischen dem morgendlichen Säugen um 4.30 Uhr und 11.30 Uhr 3,9 g Gewicht (einschl. verdunstender Exkremente).

Tab. 2 bestätigt die Bevorzugung der Morgendämmerung für den Säugeakt. Es sind jeweils die Zeiten für den Sonnenaufgang um den Geburtstermin und um den 30. Lt. der Jungen angegeben, dazu die am häufigsten registrierte Zeitspanne für das Aufsuchen der Jungen. Mit besonderer Regelmäßigkeit wurde der Wurf 1 D betreut. In den 30 Tagen der Nestlingszeit insgesamt 28mal gesäugt, entfallen 26 Säugeakte auf die Zeit von 5.40/5.50 Uhr, d. h. um Sonnenaufgang. Eine Abweichung davon ist für den Wurf 15 H festzustellen, der im Dez./Jan. aufgezogen wurde. Hier liegt die bevorzugte Säugezeit mit 6.50 bis 7.20 Uhr erheblich vor Sonnenaufgang (8.10–8.30 Uhr), deckt sich aber mit der Zeit der Morgendämmerung.

Diskussion

Die registrierten Säuge-Rhythmen zeigen trotz aller individuellen Variabilität eine allgemeine Tendenz: Die Intervalle werden gegen Ende der Säugeperiode deutlich kürzer. Dieses Phänomen auf einen „visitors effect" zurückzuführen, wie es Martin (1968) für alle Abweichungen vom 48stündigen Rhythmus postuliert, scheint uns nicht opportun. Für kleinere Veränderungen in den Intervallen, wenn z. B. nach einem ausführlichen Säugen am Morgen das Weibchen am Nachmittag nochmals eine geringe Menge Milch abgibt, mag eine äußere Störung der Grund gewesen sein. Auf diese Art nicht erklärbar sind u. E. das regelhafte zweimalige Säugen des Wurfes 1 C am 3., 5., 7., 9. und 11. Lt. sowie die gelegentlich auftretenden Säugezeiten während der Nacht.

Es stellt sich die Frage nach der Ursache für die Verkürzung der Säugeintervalle. Da die Jungen die Mutter weder aktiv aufsuchen noch bei Hunger Laute von sich geben, um sie heranzuholen, muß sie auf seiten des Weibchens zu suchen sein. Eine uns nicht sehr stichhaltig erscheinende Erklärung wäre, daß das Weibchen bei der Befriedigung seines Bewegungsdranges „versehentlich" in die Wurfbox gerät und dann kleinere Milchmengen abgibt. Möglicherweise ist bei der Gefangenschaftshaltung mit ihren mannigfaltigen Änderungen gegenüber der natürlichen Umwelt und den damit einhergehenden Einschränkungen vieler arttypischer Verhaltensweisen neben einer Hypertrophie der Sexualität (Würfe in Gefangenschaft während des ganzen Jahres, während bei Wildtieren nach Wade [1958] eine Periodizität besteht) auch eine Steigerung der Jungenfürsorge anzunehmen. Eine weitere Ursache für die Intervall-Verkürzung liegt u. E. in dem großen Nahrungsangebot in der Gefangenschaft. Die Weibchen könnten dadurch nach einiger Anlaufzeit um den 10. Lt. der Jungen eine so starke Milchproduktion haben, daß der Milchdruck sie veranlaßt, in immer kürzeren zeitlichen Abständen die Jungen aufzusuchen. Diese Annahme wird stark bekräftigt durch die Beobachtung der Würfe 2 C und 15 H mit je zwei Jungtieren. Hier können die Weibchen keine ausreichend großen Milchmengen abgeben, beide Würfe zeigen Unregelmäßigkeiten in den Intervallen mit Häufung von zwei Säugeakten pro Tag gegen Ende der Nestlingszeit.

Zu den widersprüchlichen Angaben in der Literatur wäre hinzuzufügen: Nach Erfahrungen mit unserem *Tupaia*-Zuchtstamm gibt es keinen feststehenden Säuge-Rhythmus, sondern er unterliegt starken individuellen Schwankungen; auch die Anzahl der Jungtiere pro Wurf scheint von Bedeutung zu sein. (Interessant wäre es, genauer zu prüfen, wieweit das Futterangebot in diesen Fragenkomplex hineinspielt.)

Generell läßt sich aus unseren Registrierungen von 6 Würfen eine Verkürzung der Intervalle zum Ende der Säugeperiode hin ablesen.

Zusammenfassung

Es wird eine Registriereinrichtung beschrieben, mit deren Hilfe die Gewichte der Wurf- und Schlafboxen der *Tupaia*-Zuchtpaare in frei wählbaren Zeitintervallen ausgedruckt werden. Auf diese Weise können Aktivitäts- und Säugephasen zeitlich analysiert werden. Nach unseren Beobachtungen sind die Säugeintervalle nicht festgelegt, sondern individuellen Schwankungen unterworfen. Eine Tendenz zur Verkürzung der Intervalle gegen Ende der Säugeperiode tritt deutlich hervor. Die bevorzugte Säugezeit ist korreliert mit der Zeit des Sonnenaufgangs. Die pro Saugakt abgegebene Gesamtmilchmenge erreicht ihr Maximum durchschnittlich erst am 20. Lebenstag. Mögliche Gründe für die beobachtete Verkürzung der Säugeintervalle werden erörtert.

Summary

Notes on the inter-suckling intervals of Tupaia

A registration-apparatus is described, which prints at regular intervals the weights of the juvenile nestbox as well as of the parental box. So it was possible to analyse phases of activity, duration of suckling visits and the amount of milk given to the nestlings. Our observations show that the inter-suckling intervals are not constant, but undergo remarkable individual variability. A tendency to shorten the intervals towards weaning becomes clear. The time of suckling visits is closely related to the time of sunrise. The amount of milk given to the litter reaches its maximum at the 20th day after birth. Possible reasons for the shortening of the inter-suckling intervals are discussed.

Literatur

D'Souza, F.; Martin, R. D. (1974): Maternal behaviour and the effects of stress in tree shrews. Nature **251**, 309—311.

Martin, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree-shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. **25**, 409—495.

Martin, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree-shrews *(Tupaia belangeri)* with reference to their behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. **25**, 505—532.

Schwaier, A. (1973): Breeding tupaias *(Tupaia belangeri)* in captivity. Z. Versuchstierk. **15**, 255—271.

Shimada, A. (1973): Studies on *Tupaia glis* Diard as an experimental animal: Its breeding and growth. Exp. Animals **22**, 351—357.

Sprankel, H. (1961): Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard 1820) in Gefangenschaft. Z. wiss. Zool. **165**, 186—220.

Wade, Ph. (1958): Breeding season among mammals in the lowland rain-forest of North Borneo. J. Mammal. **39**, 429—433.

Anschrift des Verfassers: Dr. Heiko Frahm, Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Neurobiologische Abteilung, Deutschordenstraße 46, D-6000 Frankfurt/M.-Niederrad

Analysis of mitotic and meiotic chromosomes of the European hamster, *Cricetus cricetus* (L.)

By G. Vistorin, R. Gamperl, and W. Rosenkranz

Aus dem Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz

Receipt of Ms. 15. 9. 1975

Introduction

The various staining techniques recently developed (e. g. Caspersson et al. 1970, Arrighi and Hsu 1971, Schnedl 1971, Sumner et al. 1971, Müller and Rosenkranz 1972, Seabright 1972, Sumner 1972) simplify karyological analyses of mammalian chromosomes. The application of G-banding technique allows the identification of each chromosome of a complement, C-banding exhibits the distribution of heterochromatin.

Several hamster species *(Cricetulus griseus, Cricetulus barabensis, Cricetulus migratorius, Cricetus cricetus* etc.) are favourable animals for cytogenetical studies because of their low number of chromosomes mainly meta- and submetacentric.

For our investigations, we have chosen *Cricetus cricetus,* a species with a chromosome number of $2n = 22$. We intend to give a representation of G-bands and C-bands in mitotic chromosomes and, in addition, C-bands in meiotic chromosomes.

Materials and methods

For this study, we used four male and four female European hamsters captured in the surroundings of the "Neusiedler See" (Eastern Austria).

Chromosome preparations were obtained from fibroblast cultures. After colcemid-treatment and hypotonizing with KCl-solution, the cells were fixed with acetic-methanol (1:3) and air-dried. Two different procedures were used for G-banding: ASG-technique (Sumner et al. 1971) and pancreatin treatment (Müller and Rosenkranz 1972, modified). The distribution of heterochromatin in mitotic and meiotic chromosomes was shown by a modified C-staining technique of Sumner (1972).

Meiotic preparation was done by the air-drying method of Evans et al. (1964).

In order to determine length and arm ratio of the chromosomes, we used the LEITZ-"Classimat" (Rosenkranz 1973).

Results

I. Mitotic chromosomes

The normal karyotype of *Cricetus cricetus* consists of 18 metacentric and submetacentric and 2 acrocentric autosomes plus 2 sex chromosomes. Most of them are easily distinguishable from one another on basis of length and arm ratio.

We arranged the chromosomes according to the proposal of Fredga and Santesson (1964). There are two reasons why we did not accept the arrangement of Hsu and Benirschke (1970):

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 342—348

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

1. In many cases the submetacentric chromosome which Hsu and Benirschke place in third position is longer than that placed in second position.
2. When the submetacentric chromosome is placed as no. 5, the similarity to the karyotype of the Chinese hamster becomes obvious.

We have measured the length and calculated the arm ratio of the chromosomes in 20 mitoses; the data for each chromosome are averaged and presented in the table. The table supports the statement previously made, that chromosome no. 5 is often longer than no. 2. In addition to this, data for the chromosomes nos. 8 and 9 show that the difference in length is very slight and that – in some cases – chromosome no. 9 is longer than no. 8.

G-bands: G-banding patterns, which allow the unequivocal identification of each chromosome, were analysed in a few hundred mitoses. ASG- and pancreatin treatment resulted in patterns of dark and lighter bands which are illustrated in Fig. 1. We found good coincidence in staining reaction after the two different procedures.

The ASG-bands of each chromosome were determined by measurement of 10 karyotypes. Number and position of the bands vary dependent on the degree of condensation. Bands, which are discernible in elongated chromosomes, may fuse in highly contracted ones, where fewer, more extended bands occur. The idiogram shown in Fig. 2 illustrates the position of bands as a mean of 10 mitoses. In the idiogram we used two grades of intensity for the bands, because this gives a better representation of the different gradations of staining intensity.

C-bands: Identification of all chromosomes of a complement is possible not only after G-banding, but also after C-banding procedure. Fig. 3 presents the distribution of heterochromatin in the karyotype of *Cricetus cricetus*. Each chromosome shows a large amount of centromeric heterochromatin. Apart from this, there are a few conspicuous bands to be seen. They are situated as follows: one band at the middle of the long arm of chromosome no. 2; two bands at the short arm of chromosome no. 3; two bands near the centromeric region of chromosome no. 4, the band on the long arm appearing more intensive than that on the short arm; one band at the middle of the short arm and one up to three bands on the long arm of no. 5; one band in the distal part of the long arm of no. 6. Chromosome no. 9 varies in its appearance. This may be due to a polymorphism of the chromosome as well as to slight differences in the treatment of several slides. In many cases, chromosome no. 9 is darkly stained throughout its length, in other cases it is only slightly darker than the euchromatic regions of other chromosomes and shows an additional intense band on the long arm. – Both sex chromosomes possess large heterochromatic regions, but we were able to discern three different kinds of staining intensity. The X- and Y-chromosome show a very large centromeric region as intensively stained as the centromeres of the other chromosomes. The short arms of both sex chromosomes are darker stained than the euchromatic zones, whereas the long arm of the Y-chromosome appears not so darkly stained as the centromere, but darker than the short arm. It must be said here that the three gradations are not always distinguishable. Sometimes the Y-chromosome seems to be dark as a whole, but in spite of that, the centromeric region is discernible in most of such cases. There remains to be mentioned a weak heterochromatic band that may be found in the distal part of the euchromatic long arm of the X-chromosome.

Examination of mitoses from different individuals revealed a polymorphism concerning especially the extent of centromeric heterochromatin in the sex chromosomes. In Fig. 4 some types of X- and Y-chromosomes are demonstrated. The varying amount of heterochromatin may even lead to differences in arm ratio. We found X-chromosomes which were metacentric and others which were submetacentric.

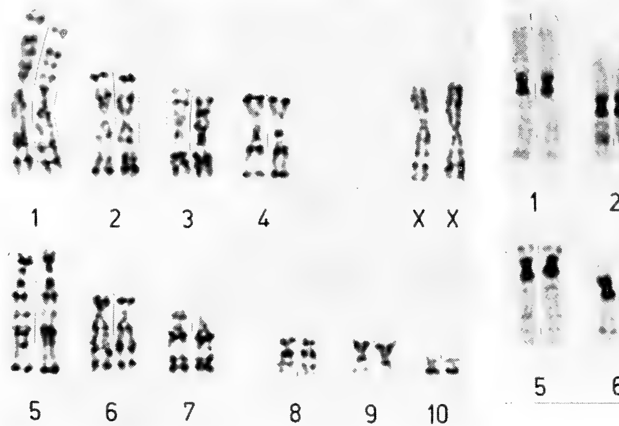


Fig. 1. Female karyotype of *Cricetus cricetus* after ASG-banding procedure (note pair no. 7 as an example for polymorphism in autosomes

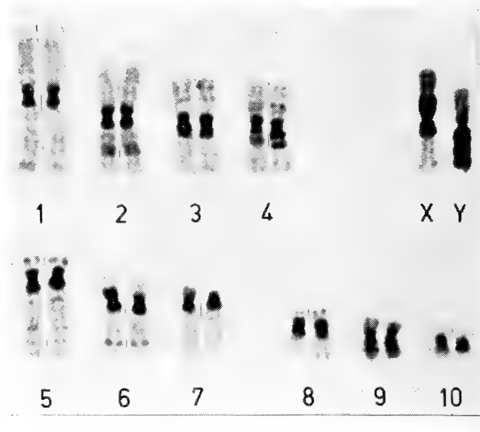


Fig. 3. Distribution of heterochromatin in a male karyotype (note the polymorphic chromosomes in pair no. 7, which correspond to those in Fig. 1)

Fig. 2 (above). Schematic representation of G-banding pattern, showing the characteristic bands observed in most metaphases

Fig. 4 (left). Polymorphic sex chromosomes (two types of X- and two types of Y-chromosomes; in the first line there are represented G-bands, in the second one C-bands of the corresponding chromosomes)

Biometric study of *Cricetus cricetus* karyotype

Chromosome no.	Relative length		Centromeric index		Arm index	
	mean	standard error	mean	standard error	mean	standard error
1	164,33	±8,78	45,87	±1,21	1,18	±0,06
2	121,60	±6,91	44,93	±1,66	1,23	±0,08
3	106,59	±4,62	46,90	±1,77	1,13	±0,08
4	97,03	±5,70	47,03	±1,27	1,13	±0,06
5	122,31	±6,56	22,88	±1,46	3,39	±0,28
6	88,64	±4,45	26,77	±1,37	2,74	±0,19
7	71,41	±3,96	15,15	±2,45	5,78	±1,20
8	49,52	±5,04	34,32	±2,95	1,94	±0,26
9	46,31	±3,72	46,60	±1,77	1,15	±0,08
10	26,57	±4,08	45,92	±2,68	1,18	±0,13
X	107,29	±5,90	45,16	±2,63	1,22	±0,14
Y	82,40	±6,93	44,34	±2,13	1,26	±0,12

In female individuals, we observed two different situations: either two equal X-chromosomes or two different ones were present. — The polymorphism affected not only sex chromosomes, but also autosomes (see for example chromosome no. 7 in Figs. 1 and 3). In any case, polymorphism was due to supplementary amounts of heterochromatin (Fig. 4).

II. Meiotic chromosomes

Metaphases I and II of male meiosis were analysed by orcein and C-staining. After orcein staining, only a few bivalents can be classified according to the mitotic chromosomes, but application of C-banding procedure, which results in darkly stained centromeric regions especially in the autosomes, makes it possible to identify

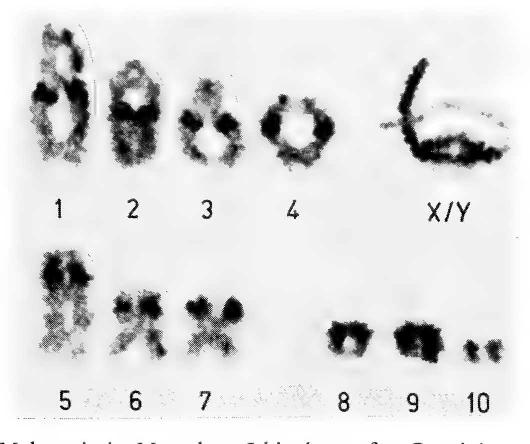


Fig. 5. Male meiosis: Metaphase-I-bivalents after C-staining procedure

each bivalent with sufficient certainty (Fig. 5). Also metaphase-II-chromosomes can be easily identified after C-banding (Fig. 6a, b).

In 50 orcein stained metaphases I, we counted the number of chiasmata. The lowest number in one cell was 17, the highest 22. The average number of 19,36 chiasmata per cell means a chiasma frequency of 1,76 per chromosome. The smaller

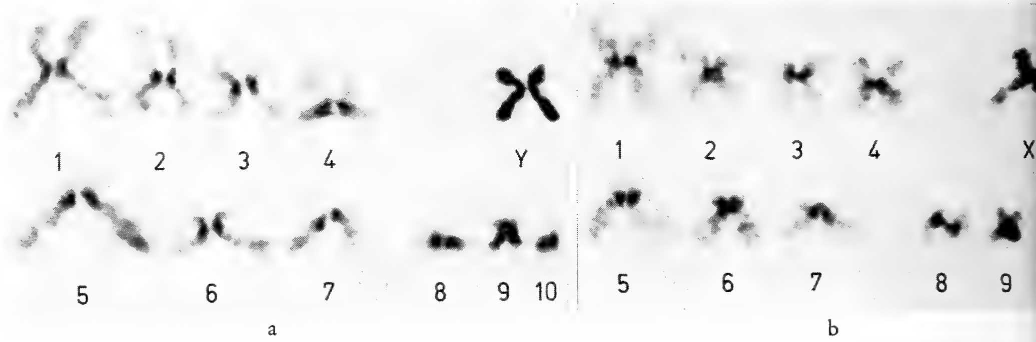


Fig. 6. C-banded metaphase II of male meiosis. a: with X-chromosome; b: with Y-chromosome

chromosomes build up only one chiasma and form rod or cross like bivalents. Longer chromosomes form ring like bivalents with two or three chiasmata. As in other hamster species *(Cricetulus griseus, Cricetulus migratorius, Phodopus sungorus)*, the easily recognizable XY-bivalent exhibits a visible interstitial chiasma. The sex chromosomes which both have a slightly stained heterochromatic short arm, appear to build up a chiasma with these short arms. In metaphase II, the entire Y-chromosome is stained strongly, whereas the X-chromosome shows a darker colouring only of the short arm. In addition to this, chromosome no. 9 appears to be darker stained troughout its length, corresponding to the C-staining in mitosis. The weak interstitial bands of heterochromatin, which can be seen in mitotic chromosomes, do not appear in the meiotic ones. This may be due to the diffuse fuzzy structure of meiotic chromosomes.

Discussion

Cytogenetical studies of *Cricetus cricetus* have been carried out previously (Matthey 1952, Fredga and Santesson 1964, Wolf and Hepp 1966, Schmid 1967, Hsu and Benirschke 1970), but the identification of chromosomes — based on their length and structural characteristics — was difficult, especially concerning the chromosomes nos. 2, 3, 4 and the sex chromosomes. Only with use of G- and C-banding, identification is much easier, because each chromosome has its characteristic distribution of bands and heterochromatin. The banding pattern was also examined after staining with quinacrine mustard (method of Caspersson et al. 1970), but we did not observe any striking difference to G-bands. No brightly fluorescent bands can be found.

In the genome of *Cricetus cricetus*, the amount of centromeric heterochromatin is considerably increased in comparison to that of *Cricetulus griseus* and *Phodopus sungorus* (Hsu and Arrighi 1971, Kakati and Sinha 1972). The last mentioned species are interesting because of their lack of centromeric heterochromatin in some autosomes, which is a remarkable contrast to *Cricetus cricetus*. A detailed comparison of G- and C-banding patterns of *Cricetus cricetus* and *Cricetulus griseus* will be dealt with in a separate paper which is in preparation. While *Mesocricetus newtoni* and *Mesocricetus auratus* (Voiculescu et al. 1972, Voiculescu 1974) have entire heterochromatic arms in several autosomes, *Cricetus cricetus* shows this in sex chromosomes only. These sex chromosomes reveal considerable differences to those of other hamster species, especially when the heterochromatic block in the centromeric region is concerned, which is as distinct as in the autosomes. We do not know any hamster with a Y-chromosome comparable to that of *Cricetus cricetus*. Neither the well

defined centromeric area nor the three degrees of staining intensity can be found in others.

As to the X-chromosome, we were able to discern a similarity to other hamsters, such as *Cricetulus griseus* (KATO and YOSIDA 1972), *Cricetulus barabensis* (RADJABLI and KRIUKOVA 1973), *Phodopus sungorus* (THUST 1974), *Mesocricetus newtoni* and *Mesocricetus auratus* (VOICULESCU 1974): all of them have two characteristic G-bands localized on the euchromatic arm.

We suppose that the different staining intensities after C-banding procedure are an indication for different categories of heterochromatin (COMINGS 1972, JALAL et al. 1974), but at the present state of our investigations, we cannot analyse the molecular composition of heterochromatin. On the other hand, comparison of late DNA replication pattern with C-bands is possible to a limited degree only, because previous authors (PATHAK et al. 1973, PATHAK et al. 1973) have found out that there is no strict correlation between type of heterochromatin and phase of DNA replication.

With regard to our results in meiotic preparations, there is the following observation that demands interest: the chiasma of the XY-bivalent. This chiasma points to homologous segments in the short arms of both sex chromosomes. Here the question may be posed, which category of heterochromatin is present, and wether this DNA material is genetically active or inactive.

In the literature, there are no data available concerning the distribution of heterochromatin in meiotic chromosomes of other hamster species, so that we are not able to compare our results with those of other authors. There are only our own first investigations of *Phodopus sungorus,* which yielded the same results: In both hamster species the distribution of heterochromatin in meiotic chromosomes is in conformity with that in mitotic chromosomes. We intend to complete our investigations of meiosis in *Phodopus* and other hamster species.

Summary

In this study chromosomes of the European hamster *(Cricetus cricetus,* 2 n = 22) are described. Mitotic and meiotic preparations were stained by several different techniques. The chromosomes can easily be identified by G- and C-banding pattern. In the karyotype of *Cricetus cricetus,* there can be found a large amount of centromeric heterochromatin as well as additional heterochromatic bands. Sex chromosomes reveal three different staining intensities after C-banding procedure. — Polymorphism in sex chromosomes and autosomes was observed.

Resumé

Analyse des chromosomes mitotiques et meiotiques du Hamster européen, Cricetus cricetus (L.)

Cette étude présente une description des chromosomes du hamster européen *(Cricetus cricetus,* 2 n = 22). Des préparations de mitoses et de meioses étaient colorées utilisant des méthodes différentes. La disposition des bandes G et C permet d'identifier facilement chaque chromosome. Le caryotype de *Cricetus cricetus* révèle une grande quantité d'hétérochromatine centromerique et aussi des bandes hétérochromatiques supplémentaires. Après l'application de la technique des bandes C, on peut distinguer trois intensités de coloration dans les chromosomes sexuels. — Un polymorphisme des chromosomes sexuels et de quelques autosomes a été observé.

Zusammenfassung

Untersuchungen an Mitose- und Meiosechromosomen des Europäischen Hamsters, Cricetus cricetus (L.)

In der vorliegenden Arbeit werden die Chromosomen des europäischen Hamsters *(Cricetus cricetus,* 2 n = 22) beschrieben, wie sie sich nach Anwendung mehrerer verschiedener Färbemethoden in Mitose und Meiose darstellen lassen. Anhand ihres charakteristischen G- und C-Banden-Musters können alle Chromosomen leicht identifiziert werden. Die C-Färbung

verdeutlicht eine Anzahl bemerkenswerter Kennzeichen des Karyotyps von *Cricetus cricetus:* neben interkalaren heterochromatischen Bändern fallen vor allen Dingen hohe Anteile an Heterochromatin in den Zentromerenregionen auf. An den Geschlechtschromosomen können drei Färbungsintensitäten unterschieden werden, die als Hinweis auf verschiedene Arten von Heterochromatin angesehen werden. — Sowohl an Geschlechtschromosomen als auch an einigen Autosomen wurde ein Polymorphismus beobachtet.

References

ARRIGHI, F. E.; HSU, T. D. (1971): Localization of heterochromatin in human chromosomes. Cytogenetics **10**, 81—86.

CASPERSSON, T.; ZECH, L.; JOHANSSON, C.; MODEST, E. J. (1970): Identification of human chromosomes by DNA-binding fluorescent agents. Chromosoma (Berl.) **30**, 215—227.

COMINGS, D. E. (1972): The structure and function of chromatin. Advanc. Hum. Genet. **3**, 237—431.

EVANS, E. P.; BRECKON, G.; FORD, C. E. (1964): An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. Cytogenetics **3**, 289—294.

FREDGA, K.; SANTESSON, B. (1964): Male meiosis in the Syrian, Chinese and European hamsters. Hereditas (Lund) **52**, 36—48.

HSU, T. C.; ARRIGHI, F. E. (1971): Distribution of constitutive heterochromatin in mammalian chromosomes. Chromosoma (Berl.) **34**, 243—253.

HSU, T. C.; BENIRSCHKE, K. (1970): An atlas of mammalian chromosomes. Vol. **4**, New York: Springer.

JALAL, S. M.; CLARK, R. W.; HSU, T. C.; PATHAK, S. (1974): Cytological differentiation of constitutive heterochromatin. Chromosoma (Berl.) **48**, 391—403.

KAKATI, S.; SINHA, A. K. (1972): Banding patterns of Chinese hamster chromosomes. Genetics **72**, 357—362.

KATO, H.; YOSIDA, T. H. (1972): Banding patterns of Chinese hamster chromosomes revealed by new techniques. Chromosoma (Berl.) **36**, 272—280.

MATTHEY, R. (1952): Chromosomes des Muridae (Microtinae et Cricetinae). Chromosoma (Berl.) **5**, 113—138.

MÜLLER, W.; ROSENKRANZ, W. (1972): Rapid banding technique for human and mammalian chromosomes. Lancet **1**, 898.

PATHAK, S.; HSU, T. C.; ARRIGHI, F. E. (1973): Chromosomes of *Peromyscus* (Rodentia: Cricetidae). IV. The role of heterochromatin in karyotypic evolution. Cytogenet. Cell Genet. **12**, 315—326.

PATHAK, S.; HSU, T. C.; UTAKOIJ, T. (1973): Relationships between patterns of chromosome banding and DNA synthetic sequences: A study on the chromosomes of the Seba's fruit bat, *Carollia perspicillata.* Cytogenet. Cell Genet. **12**, 157—164.

RADJABLI, S. I.; KRIUKOVA, E. P. (1973): A comparison of banding patterns in two hamster species: *Cricetulus barabensis* and *Cricetulus griseus.* Tsitologiya **15**, 1527—1531.

ROSENKRANZ, W. (1973): Quantitative Analyse chromosomaler Bandenmuster. Tagung d. Ges. f. Anthrop. u. Humangenet., Gießen, 10.—13. Oktober.

SCHMID, W. (1967): Heterochromatin in mammals. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. **42**, 1—60.

SCHNEDL, W. (1971): Analysis of the human karyotype using a reassociation technique. Chromosoma (Berl.) **34**, 448—454.

SEABRIGHT, M. (1972): The use of proteolytic enzymes for the mapping of structural rearrangements in the chromosomes of man. Chromosoma (Berl.) **36**, 204—210.

SUMNER, A. T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. Exp. Cell. Res. **75**, 304—306.

SUMNER, A. T.; EVANS, H. J.; BUCKLAND, R. (1971): New technique for distinguishing between human chromosomes. Nature (Lond.) New Biol. **232**, 31—32.

THUST, R. (1974): G-banding and late replication of the Djungarian dwarf hamster chromosomes. Exp. Path. **9**, 153—156.

VOICULESCU, I. (1974): A comparative study of the chromosome banding patterns of *Mesocricetus newtoni* and *Mesocricetus auratus.* Z. Säugetierkunde **39**, 211—219.

VOICULESCU, I.; VOGEL, W.; WOLF, U. (1972): Karyotyp und Heterochromatinmuster des rumänischen Hamsters *(Mesocricetus newtoni).* Chromosoma (Berl.) **39**, 215—224.

WOLF, U.; HEPP, D. (1966): DNS-Reduplikationsmuster der somatischen Chromosomen von *Cricetus cricetus* (L.). Chromosoma (Berl.) **18**, 438—448.

Authors' adresses: Prof. Dr. W. ROSENKRANZ, Dr. R. GAMPERL, Dr. G. VISTORIN, Institut für Medizinische Biologie und Humangenetik der Universität Graz, Hans-Sachs-Gasse 3, A-8010 Graz.

Le protostylide : valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia)

Par Véra Eisenmann

Laboratoire associé au Centre National de la Recherche Scientifique 12

Réception du Ms. 6. 10. 1975

Introduction et historique

On a remarqué depuis longtemps sur les jugales inférieures — lactéales ou définitives — d'Equidés la présence d'une colonnette isolée (fréquente chez les formes tridactyles) ou d'un simple pli d'émail antéro-externe. A la suite d'Arambourg (1959, p. 86) ce pli sera désigné sous le nom de protostylide.

Rütimeyer (1863, fig. 35 et 42) semble avoir été le premier à observer un protostylide chez *Equus;* dans son travail sur l'*E. fossilis* d'Auvergne il le figure sur une D_4 et une P_4 et discute de sa nature. Forsyth Major (1880, pl. VII) confirme ses observations et figure à son tour quelques dents, dont deux P_2, d'*E. stenonis* portant un protostlide. Boule et Thévenin (1920, p. 127) notens sa présence „à peu près constante" sur les trois prémolaires et la M_1 d'*E. insulatus* de Tarija, Bolivie, et signalent que „ce repli serait, d'après Branco, caractéristique d'*E. andium*". Van Hoepen (1932, fig. 5 à 12) a observé un pli protostylide sur la P_3 et un protostylide isolé sur la P_4 d'un Zèbre adulte — *E. burchelli wahlbergi* et des plis sur les D_3 et D_4 d'une forme fossile d'Afrique du Sud, de deux *E. zebra,* d'un *E. b. wahlbergi* et d'un âne actuel. Il n'a pas vu de structure semblable sur les jugales de 9 *E. caballus* adultes et d'un jeune qu'il a pu examiner. D'après lui, la présence de ce pli chez les Zèbres et, à un moindre degré, chez les Anes et son absence chez les Chevaux suffit à les séparer en deux lignées génériquement distinctes, dérivant de deux Hipparions diftérents. Les données de Petit (1939, fig. 117, 124 et 125), de Mac Grew (1944, p. 61) et de Gromova (1949, 2e partie, p. 109) limitent la portée des observations de Van Hoepen: le protostylide peut être présent chez les vrais Chevaut, absent chez les Anes. Par ailleurs Stirton (1942) souligne que les Hipparions ne sont pas seuls à porter des protostylides, ceux-ci sont fréquents chez *Pliohippus* que cet auteur met à l'origine du genre *Equus.* Gazin (1936, p. 305 et fig. 22) décrit des protostylides sur les D_3 et D_4 de *Plesippus shoshonensis;* pour Mac Grew (1944, p. 44) le protostylide des lactéales figure parmi les caractères justifiant l'identification de *Plesippus* avec *E. stenonis* et les Zèbres, tous devant être regroupés dans le genre *Hippotigris.* D'après Quinn (1955) le genre *Hippotigris,* différencié dès le Miocène, présenterait des protostylides (Forstén 1975 = *Pliohippus).* Cependant, la même structure serait également visible chez les genres *Callipus, Astrohippus, Eohippus* et elle manifesterait toujours la même tendance à la disparition. On ne saurait donc l'utiliser comme critère générique (Quinn 1957, p. 11).

Ainsi le protostylide a été investi plus d'une fois d'une valeur systématique ou phylétique alors même qu'il restait assez mal connu: la littérature présente certaines contradictions quant à sa présence ou son absence chez les Anes et les Chevaux. De

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 349—365

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

plus les auteurs notent rarement la position de la dent qui porte le protostylide — position qui a son importance comme on le verra plus loin.

Le présent travail apporte quelques précisions et quelques données nouvelles sur le protostylide. Celui-ci est fréquent et bien développé sur les P_2 et D_2 d'un Zèbre actuel: *E. grevyi* (fig. 1 et 2). Cette particularité passée inaperçue jusqu'à présent a incité à la recherche de structures semblables sur d'autres dents et chez d'autres espèces actuelles et fossiles.

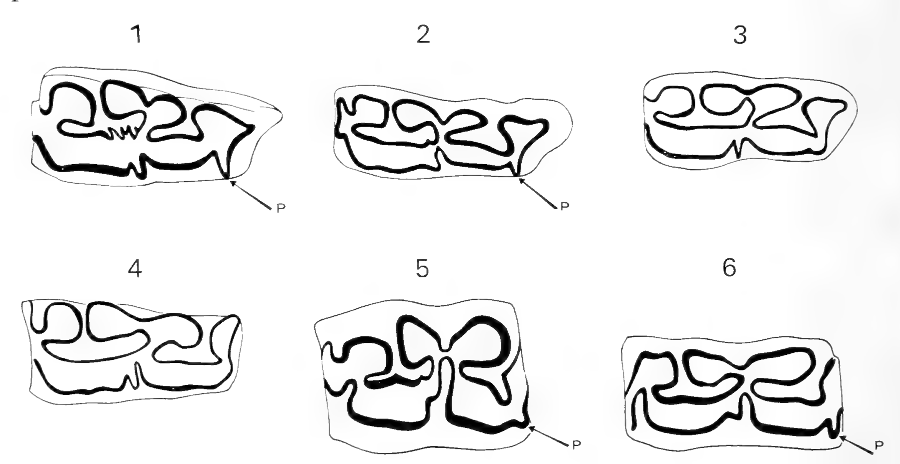


Fig. 1—6. Faces occlusales de jugales inférieures droites d'*Equus* actuels; P = protostylide. *1:* P_2 d'*Equus grevyi* — *2:* D_2 d'*E. grevyi* — *3:* D_2 d'*E. przewalskii* — *4:* D_2 d'*E. hemionus khur* — *5:* P_4 d'*E. zebra* — *6:* D_3 d'*E. burchelli*

Méthods d'étude

L'étude porte sur toutes les jugales inférieures lactéales et définitives sauf la M_3 où le protostylide est très rare. Lorsque les deux rangées dentaires d'un individu étaient présentes, seules les dents d'un seul côté ont été considérées.

Pour les espèces actuelles toutes les observations ont été faites sur le matériel original sauf de rares exceptions qui seront signalées. Une partie des dents fossiles n'a été examinée que sur des figurations. Le détail du matériel actuel et fossile sera donné dans les chapitres correspondants.

Le protostylide ne présente pas dans tous les cas un développement semblable. Sur les D_2 ou P_2, on observe parfois une vague ondulation de l'émail (fig. 3) ou une angulation de la paroi vestibulaire du protoconide (fig. 4); ni l'une ni l'autre n'ont été prises en considération. En revanche, chaque pointe aiguë formée par un pli d'émail même minime a été comptée. Sur les autres jugales la difficulté est moindre car le protostylide se présente en général comme une boucle d'émail bien nette (fig. 5 et 6). On a cherché à augmenter la fiabilité des résultats en revoyant plusieurs fois les mêmes pièces afin d'assimiler et de mieux conserver les mêmes critères de comptage.

Formes actuelles

Nomenclature

Le classement et la nomenclature adoptés ici n'impliquent aucune prise de position sur la systématique des Equidés. Pour des raisons de commodité les différentes espèces d'*Equus* actuels ont été classées en 6 groupes: *E. grevyi, E. zebra, E. burchelli, E. asinus,* Hémiones et *E. przewalskii.*

La nomenclature des Zèbres a été détaillée dans un article précédent (Eisenmann et De Giuli 1974); les trois groupes — *E. grevyi, E. zebra* et *E. burchelli* sont con-

servés ici. Les résultats du présent travail n'ont pas justifié la séparation initiale des *E. burchelli* en formes septentrionales et méridionales. *E. quagga* n'est pas inclus dans l'étude.

A la suite de GROVES et MAZAK (1967) on peut distinguer trois espèces d'Anes sauvages: *africanus*, avec les sous-espèces nominale et *somaliensis; hemionus*, avec les sous-espèces nominale (Mongolie Nord), *luteus* (Mongolie Sud), *khur* (Inde), *kulan* (région trans-caspienne), *onager* (Iran), *hemippus* (Syrie); *kiang* avec les sous-espèces nominale (Ladakh), *holderei* (Tibet oriental) et *polyodon* (Sikkim). Dans l'étude actuelle des espèces *kiang* et *hemionus* ont été d'abord traitées séparément; toutefois les petites différences observées dans la fréquence du protostylide ne justifient pas ici une telle séparation: les deux espèces sont réunies dans le groupe „Hémiones". Les spécimens d'Anes sauvages d'Afrique sont très rares. Le groupe *E. asinus* étudié ici comprend donc aussi les Anes domestiques.

Aucun cheval domestique n'a été inclus dans l'étude. Cependant le groupe *E. przewalskii* comprend un hybride de Cheval domestique et de Cheval de Prjewalski.

Matériel

Les animaux examinés proviennent des collections énumérées dans un article précédent (EISENMANN et DE GIULI 1974, p. 512 et 513) et des collections suivantes:
En France: Lyon, Musée Guimet.
En Suisse: Bâle, Naturhistorisches Museum; Berne, Naturhistorisches Museum; Zürich, Zoologisches Museum der Universität,
République Fédérale Allemande: Francfort, Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg; Hamburg, Zool. Institut und Zool. Museum; Kiel, Institut für Haustierkunde; Münich, Zool. Sammlung des Bayerischen Staates; Stuttgart, Staatliches Museum für Naturkunde.
République Démocratique Allemande: Berlin, Zool. Museum der Humboldt Universität.
Kenya, Nairobi: National Museums of Kenya.

Le nombre d'individus dans chaque groupe se trouve dans le Tableau 1 (n de D_2 = nombre des animaux immatures; n de P_2 = nombre d'adultes). Des précisions sur l'âge des individus sont données dans l'étude des différents groupes et les commentaires généraux.

Le matériel actuel se compose de 2370 dents.

Résultats

Le Tableau 1 résume les observations.

Tableau 1

Fréquence du protostylide sur les jugales inférieures des *Equus* actuels

	D_2			D_3D_4			P_2			P_3P_4			M_1M_2		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
E. grevyi	16	14	87	33	11	33	65	51	78	97	5	5	105	2	2
E. zebra	10[1]	1	10	22[1]	15	68	50	0	0	101	37	37	105[1]	10	9
E. burchelli	31	17	55	67	31	46	175	30	17	342	57	17	367	41	11
E. asinus	11[2]	0	0	25[2]	7	28	43	2	4	85	4	4	88	4	4
Hémiones	22	0	0	42	26	62	60	0	0	120	22	18	148	7	5
E. przewalskii	12	0	0	28[3]	3	10	19	2	10	41	2	5	41	2	5

n dents = nombre de dents observées; n prot. = nombre de protostylides; % = pourcentage de protostylides.

[1]y compris deux individus figurés par VAN HOEPEN (1932, fig. 9 et 10) — [2]y compris un individu figuré ibidem (fig. 12) — [3]y compris une dent figurée par PETIT (1939, fig. 117).

Etude des différents groupes

E. grevyi

Cette espèce se distingue de toutes les autres par la grande fréquence du protostylide sur les P_2 et D_2 (fig. 1 et 2) indépendamment de leur degré d'usure. Le développement de ce pli est également remarquable: il peut atteindre près de 4 mm dans sa plus grande longueur occlusale. Sur les D_3 et D_4 le protostylide est absent avant un an, fréquent après. Il est rare sur les P_3 et P_4, exceptionnel sur les M_1 et M_2.

E. zebra

Le protostylide est absent sur les P_2 quel que soit leur stade d'usure, rare et peu développé sur les D_2 où il n'a été rencontré que chez un animal âgé de moins d'un an. Sur les D_3 et D_4 il est constant après la fin de la première année et peut apparaître avant (3 dents sur 10). Le degré d'usure ne semble pas jouer un rôle dans la relative fréquence du protostylide sur les P_3 et P_4 (fig. 5) ni dans sa rareté sur les M_1 et M_2.

E. burchelli

Sur les D_2 le protostylide est constant chez les nouveau-nés; sa fréquence diminue par la suite mais il peut encore se voir chez des animaux de plus de deux ans (2 cas sur 7). Sur les P_2 il est présent surtout avant 5 ans. Sur les D_3 et D_4 (fig. 6) il est absent avant un an, presque constant après (31 cas sur 43). Sur les autres jugales il est surtout présent après l'âge de 10 ans.

E. asinus

Le protostylide est absent sur les D_2, rare sur les P_2 (2 animaux âgés de moins de 4 ans). Sur les D_3 et D_4 il est fréquent après un an (7 cas sur 13). Sur les P_3 P_4 et les M_1 M_2 il est rare et se voit surtout chez les animaux jeunes (moins de 5 ans).

Hémiones

Il n'y a de protostylide ni sur les P_2 ni sur les D_2 mais sur ces dernières la paroi vestibulaire du protoconide peut former un angle droit à la place du protostylide (fig. 4). Celui-ci est fréquent sur les D_3 et D_4. Les résultats concernant les lactéales sont incomplets du fait de l'absence de sujets de moins de un an dans le lot étudié. Sur les P_3 et P_4 le protostylide se rencontre surtout après 10 ans. Il est absent sur les M_1 et M_2 d'*E. kiang*, présent dans 9 % des dents d'*E. hemionus*. On peut l'observer alors aussi bien chez des animaux très jeunes que très âgés.

E. przewalskii

Les D_2 n'ont pas de protostylide mais la paroi vestibulaire du protoconide y forme souvent un angle comme chez certains Hémiones et peut présenter une légère ondulation de l'émail (fig. 3). Sur les P_2 le protostylide a été rencontré chez 2 des 3 individus âgés de moins de 5 ans. Il est rare sur les D_3 et D_4, même après un an. Il est également rare sur les autres jugales où on ne l'a rencontré qu'après 10 ans.

Commentaires généraux

Trois éléments influencent la fréquence du protostylide: la position de la dent dans la rangée dentaire, son degré d'usure et son appartenance spécifique. Il peut être difficile de démêler le rôle respectif de ces trois facteurs.

Le degré d'usure des dents intervient de facon différente suivant les dents considérées. Sur les D_2 le protostylide, quand il existe, apparaît dès la naissance; sur une série lactéale d'*E. burchelli* (MNHN, laboratoire d'Anatomie comparée, n° 1957–72) extraite de la mandibule on peut le voir sous forme d'une crête qui va en s'atténuant du haut vers le bas de la couronne. A un stade d'usure avancée la D_2 n'aurait pas présenté de protostylide. Cet effacement progressif est confirmé par la fréquence décroissante du protostylide entre la naissance et l'âge de trois ans (fig. 7). Au contraire sur les D_3 et D_4, le protostylide est surtout fréquent après l'âge d'un an. Sur une série lactéale d'*E. grevyi* (même collection, n° 1964–223), on le voit devenir plus fort et mieux individualisé vers la base de la couronne. Il persiste jusqu'aux stades d'usure extrême précédant la chute et le remplacement des dents chez des animaux âgés de 3 ans 1/2 environ. Sur les P_2 le protostylide est plus fréquent avant 5 ans; sur les autres jugales il se rencontre surtout après 10 ans. Schématiquement l'usure efface le protostylide des D_2 et P_2 alors qu'elle le fait apparaître sur les dents postérieures.

Chez ces dernières, le rôle de la position de la dent est manifeste. Le protostylide est toujours plus fréquent sur les D_3 et D_4 que sur les P_3 et P_4; il n'est jamais plus fréquent sur les M_1 et M_2 que sur les P_3 et P_4 (fig. 8).

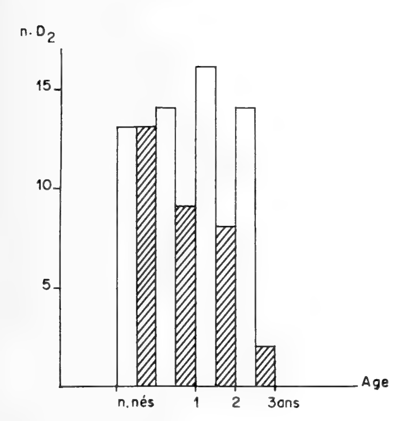


Fig. 7. Diminution de la frequence du protostylide sur les D_2 des Zèbres *(E. grevyi, E. burchelli, E. zebra)* entre la naissance et l'âge de trois ans. Colonnes blanches = nombre total de D_2; colonnes hachurées = nombre de D_2 avec protostylide

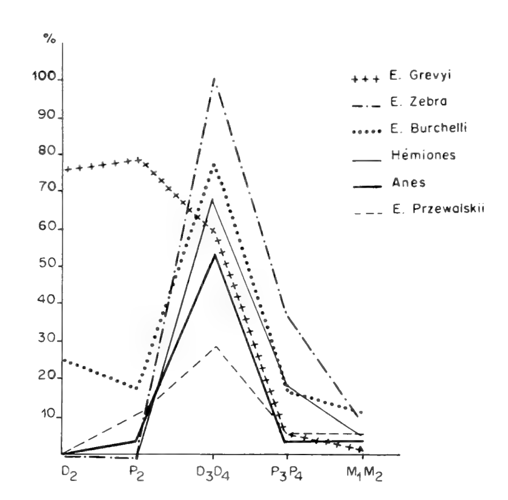


Fig. 8. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*Equus* actuels âgés de plus d'un an

Dans certains cas l'appartenance spécifique et la position de la dent déterminent la fréquence du protostylide indépendamment du stade d'usure. Ainsi les P_2 des Hémiones n'ont jamais de protostylide quel que soit l'âge des animaux examinés, les P_2 des *E. grevyi* en ont presque toujours.

Conclusions

La figure 8 représente pour chaque groupe d'*Equus* le pourcentage de protostylides sur les différentes dents. Pour réduire l'influence de l'âge, particulièrement forte au niveau des lactéales, les pourcentages ont été calculés ici chez des animaux âgés de plus de un an uniquement. La figure montre le parallélisme des courbes représentant *E. zebra, E. asinus* et Hémiones ainsi que la place particulière occupée par *E. grevyi.*

Toutes ces observations demandent à être confirmées; en particulier les Hémiones immatures, les Anes et les Chevaux sont trop peu nombreux. A l'heure actuelle les résultats pratiques de ce travail se résument de la façon suivante:

1. la présence d'un protostylide sur une P_2 exclut son appartenance à un *E. zebra*, un *E. kiang* ou à un *E. hemionus;*
2. un protostylide fortement développé sur une P_2 ou une D_2 évoque un *E. grevyi;*
3. un protostylide sur une P_2 ou une D_2 usée indique un *E. grevyi* ou, moins probablement, un *E. burchelli;*
4. les protostylide des D_3 D_4, P_3 P_4 et M_1 M_2 n'ont aucune valeur diagnostiqe si on ne dispose pas d'un nombre élevé de dents;
5. aucune des dents observées ne porte de colonnette isolée; le cas signalé et figuré par Van Hoepen demeure donc unique (1932, fig. 7).

Formes fossiles

Les *Equus* fossiles examinés proviennent de gisements africains, européens, asiatiques et sud-américains. Toutes les formes étudiées appartiennent au Pléistocéne inférieur ou moyen à l'exception de *E. santa-elenae* du Pléistocène supérieur (Hoffstetter 1952, p. 288). Aucune forme «caballine» — suivant la terminologie d'Hopwood (1937) — n'a été étudiée.

Tous les spécimens africains ont été examinés sur le matériel original ainsi que la majorité des pièces d'autres provenances. Le reste des observations a été fait sur diverses figurations dont les références sont données.

Le matériel se compose de plus de 1530 jugales inférieures.

Afrique

Les dents étudiées proviennent d'Afrique du Nord (Aïn Boucherit, Aïn Hanech, Ternifine) et d'Afrique orientale (Omo, Koobi Fora). Pour l'Afrique du Nord, *E. numidicus* (Aïn Boucherit) et *E. tabeti* (Aïn Hanech) ont fait l'objet d'une révision et d'une description par Arambourg (1970). *E. mauritanicus* (Ternifine) est en cours d'étude. L'ensemble du matériel est conservé à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris. Pour la vallée de l'Omo, seul le matériel récolté par les missions françaises a été étudié. Il est provisoirement à l'Institut de Paléontologie et s'est enrichi d'une dizaine de dents depuis l'étude préliminaire qui en a été faite (Eisenmann, sous presse). Le matériel de Koobi Fora se trouve aux National Museums of Kenya, à Nairobi et a fait aussi l'objet d'une note préliminaire sous presse.

Les observations sont groupées dans le Tableau 2.

Malgré le nombre insuffisant de D_2 il faut remarquer que:

1. chez les *Equus* nord-africains le protostylide ne se voit que sur les D_2 vierges ou trés peu usées et qu'il y reste rare et peu développé;
2. la seule D_2 d'Afrique orientale examinée porte un protostylide net et provient d'un animal âgé de plus d'un an.

Par analogie avec les Zèbres actuels d'Afrique orientale et notamment *E. grevyi*, on pourrait s'attendre à rencontrer de nombreux protostylides sur les P_2 de l'Omo et de Koobi Fora. Bien qu'insuffisant, le matériel étudié montre que tel n'est pas le cas: le protostylide n'est certainement pas fréquent, même sur des dents peu usées. A Ternifine et Aïn Hanech les P_2 sont suffisamment nombreuses pour que l'absence de protostylide soit considérée comme significative. Les D_3 et D_4 de l'Aïn Boucherit sons très peu usées et l'absence de protostylide n'est pas significative. Si on ne considère que

Tableau 2

Fréquence du protostylide sur les jugales inférieures d'*Equus* provenant de quelques gisements africains

	D_2			D_3D_4			P_2			P_3P_4			M_1M_2		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
Aïn Boucherit	1	0		3	0		2	0		2	1		7	1	
Aïn Hanech	6	1		20	4	20	59	0	0	145	5	5	157	0	0
Ternifine	3	1		29	6	21	34	0	0	99	13	13	102	8	8
Omo							2	0		8	1		8	2	
Koobi Fora	1	1		1	1		8	0		24	4	17	15	2	13

Mêmes abréviations que dans le Tableau 1. Les pourcentages n'ont été calculés que lorsque n dents était supérieur à 10.

les animaux âgés de plus de un an, 44% des D_3D_4 d'Aïn Hanech ont des protostylides et leur développement est faible; à Ternifine au contraire les protostylides sont très marqués et présents dans 75% des cas. Pour les dents définitives postérieures, les protostylides sont plus fréquents à Ternifine qu'à l'Aïn Hanech. Ils sembleut assez fréquents en Afrique orientale mais le matériel en est bien pauvre.

Europe

L'étude des *Equus* primitifs européens est rendue difficile par le peu de gisements où on trouve en abondance les restes d'une seule espèce. Seuls Saint-Vallier (VIRET 1954) et La Puebla de Valverde (GAUTIER et HEINTZ 1974) répondent aux deux conditions encore que les dents y soient relativement rares. Ces deux gisements peuvent servir de référence dans l'évaluation de la variation intraspécifique — évaluation indispensable lorsque la taille est le seul critére distinctif de deux espèces. Tel est le cas des deux espèces étudiées ici — *E. bressanus* et *E. stenonis.*

E. bressanus (VIRET 1954) a été défini sur le matériel de Chagny étudié par DELAFOND et DEPÉRET (1894). En tenant compte des variations observées à Saint-Vallier et La Puebla, les os des membres de Chagny sont si grands que seules quelques pièces de Senèze, Pardines, Kislang et Livenzovka peuvent être attribuées à la même espèce. Mais ces quatre gisements renferment aussi des restes d'autres espèces, contemporaines ou non, et l'attribution des dents à *E. bressanus* ou à un grand *E. stenonis* peut être problématique: les différences de taille sont moins fortes pour les dents que pour les os des membres et sont en outre influencées par l'usure. On suivra donc KRETZOÏ (1954 p. 252) en n'attribuant à *E. bressanus* que les grandes dents accompagnées de métapodes compatibles avec cette détermination. Dans ces conditions, la dentition inférieure d'*E. bressanus* est connue par une P_3 ou P_4 de Chagny (DELAFOND et DEPÉRET 1894, pl. XII fig. 2), une série immature (environ 2 ans) de Senèze (HOPWOOD 1937, pl. II fig. 1) et les dents étudiées par BAÏGUSHEVA (1971). D'après ce matériel (Tableau 3), *E. bressanus* ne présentait pas de protostylide sur les P_2 ni sur les D_2.

Entre *E. bressanus* s. str. et les *E. stenonis* de Saint-Vallier et La Puebla, se placent des formes de grande taille que les auteurs ont souvent rapportées ou mises en synonymie avec *E. bressanus.* On examinera brièvement les gisements où les jugales inférieures sont connues.

Tableau 3

Fréquence du protostylide sur les ugales inférieures de quelques *Equus* européens fossiles

	D_2			D_3D_4			P_2			P_3P_4			M_1M_2		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
E. bressanus	1	0		2	2		5	0		11	1	9	12	2	17
Grands *E. sten.*	1	1		4	0		4	3		21	1	5	24	0	0
E. sten. Italie	6	1		11	8	73	9	1		18	3	17	17	0	0
Saint Vallier	24	1	4	45	1	2	12	0	0	26	2	8	27	1	4
La Puebla	13	0	0	23	1	4	4	0		16	0	0	13	0	0
Senèze	20	1	5	29	11	38	28	1	4	56	12	21	67	3	4

E. sten. = *Equus stenonis;* les autres abréviations sont comme dans le Tableau 1. Les pourcentages n'ont été calculés que pour n dents supérieur à 10.

France

De Rocaneyra (Eisenmann et Brunet 1973, fig. 1a et b), une P_4 et une M_1 n'ont pas de protostylide.

De Pardines (Musée d'Histoire naturelle de Bâle), à côté d'un fragment d'omoplate et de trois premières phalanges d'*E. bressanus* on trouve quelques pièces un peu trop grandes pour les grands *E. stenonis* de Saint-Vallier et La Puebla. Parmi celles-ci une série lactéale inférieure d'environ un an dont la D_2 porte un protostylide bien développé.

De la «Montagne de Perrier» (Hopwood 1937, p. 904, pl. I fig. 5) il existe une rangée un peu plus grande que le plus grand spécimen de Saint Vallier sans protostylide net et trois Mt III de la taille des grands Saint Vallier.

Hopwood (1937, pl. II fig. 3) signale quelques restes du Bac de Saint Yvoine. Une dent d'un *Equus* indéterminé (M_1 ou M_2) ne porte pas de protostylide.

D'Arc en Barrois (Bruet 1932, pl. I fig. 2 et 3) il y a deux jugales dont une M_1 ou M_2 sans protostylide.

Du sommet du Pech Merle (Prat 1968, p. 182, fig. 28—4) une prémolaire inférieure n'a pas de protostylide.

A Ceyssaguet les os des membres beaucoup plus petits que ceux d'*E. bressanus* et plus grands que ceux de Saint Vallier et La Puebla sont accompagnés de quelques lactéales et définitives inférieures. Les deux D_3 et D_4 (un an environ) et les deux M_1 ou M_2 n'ont pas de protostylide (Institut de Paléontologie, MNHN).

Italie

Forsyth Major (1880, pl. VII fig. 22 et 24) a figuré une série complète provenant de Bucine et une série prémolaire de Butri. Les prémolaires de Bucine sont plus longues que celles de Butri mais la différence pourrait s'expliquer par la plus faible usure des premières. Sur les deux P_2 le protostylide est présent. Le gisement de Bucine serait d'âge cromérien (Azzaroli 1965, p. 5).

Roumanie

Bolomey (1965) a brièvement décrit une grande forme sténonienne des gisements de Bugiulesti. Les jugales inférieures n'ont pas de protostylides, autant qu'on puisse en juger d'après la figuration.

URSS

Quatre gisement des bords de la Mer d'Azov ont fourni des restes de grands *Equus* étudiés par Gromova (1949, t. I). Comme l'a fait remarquer Prat (1968, p. 187) les métapodes de Khopry, Psekoups et Morskaïa sont graciles. Ils se distinguent par là de ceux d'*E. bressanus* s. str. dont ils ont à peu près la longueur. Les P_3P_4 et M_1M_2 de Khopry et Morskaïa figurées par Gromova (fig. 5) n'ont pas de protostylide. De la Volovaïa Balka provient un Mt III à peine plus long que les maximums de Saint Vallier et La Puebla; sa largeur est inconnue. Une série de prémolaires du même gisement présente un fort protostylide sur la P_2.

Allemagne

Des restes de la taille des grands *Equus* de Saint Vallier ont été trouvés à Erpfingen. Une des jugales sciées à différentes hauteurs montre l'apparition d'un protostylide près des racines (Lehmann 1957, fig. 23).

Angleterre

Des Crags d'Angleterre Hopwood figure trois P_3 ou P_4 et cinq M_1 ou M_2, toutes sans protostylide (1937, pl. II fig. 2—10 et 13).

Pays-Bas

Raven (1935) a décrit de Tegelen un Mc III dont les proportions approchent celles des pièces de Khopry et Morskaïa. La M_1 ou M_2 figurée (1935, fig. 1 et 2) ne porte pas de protostylide.

Toutes ces observations sont groupées sur le Tableau 3 à la ligne «Grands *E. stenonis*».

Il reste maintenant à examiner les *E. stenonis* de taille égale ou inférieure à ceux de Saint Vallier ou La Puebla. *E. stenonis* a été décrit sur un crâne provenant de Terranova (Azzaroli 1965). La mandibule du type ne porte pas de protostylide mais Forsyth Major a figuré des dents du même gisement dont une D_2 et une P_2 qui en portent un (1880, pl. VII fig. 17 et 31). Ces dents, comme toutes celles dont Forsyth Major donne les mesures (1880, p. 138) pourraient appartenir à une espèce plus petite que le type. D'après De Giuli (1972, p. 136) un *Equus* très peu différent du type se rencontre dans les gisements d'Olivola et Matassino. On y a trouvé des métapodes en moyenne plus grands que ceux de Saint Vallier et La Puebla alors que les rangées inférieures d'Olivola n'atteignent pas les maximums de ces deux gisements et que le type de Terranova est plus petit que le plus petit Saint Vallier. Quoi qu'il en soit, un léger protostylide n'est visible que sur une P_3 d'Olivola (De Giuli 1972, pl. III fig. 40). Une autre série rapportée à l'*E. stenonis* type est figurée par Azzaroli (1965, pl. V) du gisement de Il Tasso. Forsyth Major a également figure (1880, pl. VII) d'autres pices du Val d'Arno et du Val d'Era. L'ensemble des observations est groupé sur le Tableau 3 à la ligne *E. stenonis* italiens.

Les spécimens de Saint Vallier sont conservés à Lyon (Musée Guimet et collections du Département des Sciences de la Terre de l'Université), à Zürich (Paläontologisches Institut der Universität) et à Bâle (Naturhistorisches Museum). Ceux de La Puebla

de Valverde font partie des collections de l'Institut de Paléontologie du MNHN à Paris. Ceux de Senèze se trouvent dans les mêmes collections de Lyon, Bâle et Paris. Les observations concernant ces gisements sont données sur le Tableau 3.

Commentaires

La classification utilisée jusqu'ici repose sur les dimensions des fossiles. Suivant cette classification, le protostylide est absent sur les P_2 et D_2 d'*E. bressanus,* fréquent sur les mêmes dents des grands *stenonis* et rare chez les autres. Si on considère l'âge relatif supposé des gisements, le protostylide semblerait absent sur les P_2 des formes les plus anciennes; il apparaît sur les D_2 plus tôt que sur le P_2. Mais la Naleur de ces observations est très diminuée par la pauvreté du matériel.

Sur les D_3 et D_4, les différences de fréquence du protostylide sont expliquées par la composition du matériel: les lactéales de Saint Vallier et La Puebla sont peu usées, celles de Senèze et des gisements italiens beaucoup plus. Pour les autres jugales, les différences sont relativement faibles.

Asie

En URSS une espèce de très forte taille, *E. verae,* a été décrite dans la Kolyma par Sher (1971, fig. 25 et pl. III). Les Mt III sont proches de ceux de Psekoups et Khopry; des Mc III, relativement courts et trapus représentent peut-être une autre espèce. Parmi les dents inférieures une P_2 jeune porte un protostylide.

Dans le Nord de la Chine, à Nihowan, Teilhard de Chardin et Piveteau ont décrit en 1930 une espèce de grande taille à affinités sténoniennes: *E. sanmeniensis.* Par la suite la plupart des *Equus* trouves en Chine du Nord — bien que de taille généralement plus faible — ont été rapportés à cette espèce. Zdansky (1935, p. 45) émet quelques réserves sur l'attribution des restes de Choukoutien à *E. sanmeniensis* et introduit un cf. dans sa propre détermination des *Equus* de Chihli, Honan, Shansi et Shantung. A côté d'*E. sanmeniensis* une autre espèce de taille plus faible et dépourvue de cornets sur les incisives inférieures — *E. teilhardi* (Eisenmann 1975) est présente à Nihowan. Il est possible qu'une partie du matériel de la région lui revienne et que les *Equus* de certaines localités de Choukoutien appartiennent à d'autres espèces plus évoluées. Les espèces *sanmeniensis,* cf. *sanmeniensis* et *teilhardi* ont en commun la pénétration du sillon vestibulaire des molaires à l'intérieur du pédicule de la double boucle, ce qui les distingue des *Equus* de la Chine du Sud et de l'Inde. Les pièces de Nihowan conservées à l'Institut de Paléontologie du MNHN ont été examinées ainsi que les figures de Teilhard de Chardin et Piveteau. On a aussi utilisé les données de Zdansky (1928, pl. IX fig. 7 et 8 et 1935, pl. II fig. 4 et 5, pl. V fig. 10, 11 et 12, texte p. 33), Teilhard (1936, fig. 18 et 1940, fig. 47) et Chow (1957, fig. 1 et 2). A Nihowan le protostylide est très développé sur la P_2 à peine usée d'un fragment de mandibule d'*E. sanmeniensis* mais absent sur celles des trois autres dentitions moyennement ou très usées qu'on peut lui attribuer. Il est présent sur presque toutes les P_3—M_2 usées. *E. teilhardi* n'a pas de protostylide sur les P_2 mais sur la plupart des autres jugales quand elles sont usées. La D_2 de la série de Nihowan d'*E. sanmeniensis* est endommagée mais une série de même longueur (Choukoutien 9) porte un fort protostylide (Teilhard 1936, fig. 18). Une série de taille plus faible (Pekin 18) n'en présente pas. Le protostylide est absent sur les P_2 et D_2 figurées et citées par Zdansky (1935), rare sur les autres dents.

Dans le Sud de la Chine, Colbert en 1940 a décrit *E. yunnanensis* des couches de Ma-kai qui seraient de même âge que celles de Nihowan. Pei (1961) a fait une révision de l'espèce à partir de nouvelles récoltes à Ma-Kai et dans les grottes de

Kwangsi et conclut à un âge pléistocéne inférieur pour ces faunes. Du nouveau matériel a été décrit par Liu et You (1974). *E. yunnanensis* se distingue des espèces septentrionales par la non pénétration du sillon vestibulaire des molaires. Les illustrations de Pei (1961, pl. I fig. 2, 4 et 9) et de Liu et You (1974, fig. 2) ont été utilisées. En Inde, les espèces *sivalensis, namadicus* et *paleonus* ont été figurées par Falconer et Cautley (1849, pl. 81 à 85). L'espèce *cautleyi* a été définie par Hopwood (1937, p. 908) sur une de ces séries mandibulaires. Toutes ces espèces ont en commun l'absence de pénétration du sillon vestibulaire des molaires. Cette disposition est habituelle chez les Anes, les Hémiones et, à un moindre degré, chez les Chevaux mais exceptionnelle chez les Zèbres. On la trouve aussi chez *E. yunnanensis* mais non chez les espèces du Nord de la Chine. Outre les figures de Falconer et Cautley, on a examiné celles de Colbert (1935, fig. 71) et Lydekker (1882, pl. XII fig. 5). Chez *E. yunnanensis* et les espèces indiennes il n'y a pas de protostylide sur les P_2 et D_2, ils sont rares sur les autres dents.

Commentaires

Sous réserve de confirmation par un matériel plus riche, deux remarques peuvent être faites:

1. Le protostylide se rencontre sur les P_2 et D_2 des formes de grande taille dont les molaires inférieures ont une disposition «zébrine» (pénétration du sillon vestibulaire des molaires dans le pédicule de la double boucle).
2. Il est absent sur les P_2 et D_2 des formes de plus faible taille *(E. teilhardi)* et celles dont les molaires une disposition «asinienne» *(E. yunnanensis, sivalensis, namadicus).*

Amérique du Sud

Les observations de Boule et Thévenin (1920) sur le protostylide d'*E. insulatus* de Bolivie ont été reprises et complétées par Hoffstetter (1952, p. 242). Outre *E. insulatus* et *E. andium* (Andes équatoriennes), le protostylide a été rencontré chez *E. santa-elenae* de l'Equateur occidental et *E. neogaeus* du Brésil oriental. D'après Hoffstetter (1952, p. 264–265 et 292–294) le pli est presque constant sur les P_2, D_2, D_3 et D_4 et très fréquent sur les P_3 et P_4 jeunes d'*E. andium;* il est présent sur les mêmes dents usées d'*E. santa-elenae* sauf la D_2 où il est presque effacé. Sur les figures données par Boule et Thévenin (1920, fig. 57, 59 B et C, pl. XII fig. 4 et 5, pl. XIII fig. 4 et 6) le protostylide est également peu net sur la D_2 alors qu'il est présent sur les D_3 et D_4.

Tableau 4

Fréquence du protostylide chez certains *Equus* sud-américains

	D_2			D_3D_4			P_2			P_3P_4			M_1M_2		
	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%	n dents	n prot.	%
E. insulatus	4	0		10	6	60	17	8	47	55	34	62	67	8	12
E. andium	8	5		10	4	40	8	5		21	15	71	26	5	19
E. santa-elenae	4	0		présents			3	3		6	6		5	4	

Mêmes abréviations que dans les tableaux précédents. Il n'y a pas de données précises sur les D_3 et D_4 d'*E. santa-elenae.*

Quelques spécimens des espèces *insulatus* (dont certains figurés par Boule et Thévenin 1920, pl. XII et XIII), *andium* et *santa-elenae* se trouvent à l'Institut de Paleontologie du MNHN. Ils ont été examinés ainsi que les figures données par Hoffstetter (1952, fig. 73, 75, 86 et 88). Les observations sont groupées sur le Tableau 4.

Ainsi, la fréquence du protostylide sur les P_2 varie de 40 à 100 %; elle est encore plus forte en moyenne sur les P_3 et P_4. Le fait le plus surprenant est sa rareté sur les D_2 d'*E. insulatus* et *santa-elenae,* même peu usées, en opposition avec les P_2.

Discussion et conclusions

Nature du protostylide

Rütimeyer (1863, p. 653 et suivantes, pl. III et IV) a longuement discuté la nature des formations accessoires sur les jugales inférieures des Equidés. Il distingue d'une part les vrais piliers basaux comme l'ectostylide (x) et l'hypostylide de la D_4 d'*Hipparion* (x_1), d'autre part les plis d'email résultant de la compression d'une moitié de la dent par la dent voisine; dans cette catégorie se placent le ptychostylide (b) ou pli caballinide, certains hypostylides (c) et les protostylides (a_1). Les plis de compression apparaîtraient sur la face occlusale dès le début de l'usure contrairement aux vrais piliers basaux de hauteur généralement inférieure à la hauteur maximale de la couronne. Il est incohérent de parler de «pli de compression» pour des P_2 ou D_2 qui n'ont en avant d'elles aucune dent «comprimane» et Rütimeyer s'en était lui-même montré embarrassé; pour lui cependant, il ne s'agissait que d'un cas particulier et exceptionnel à l'intérieur du groupe des protostylides-plis de compression apparaissant dès le début de l'usure sur toutes les jugales. En réalité il est inexact que tous les protostylides apparaîssent dès le début de l'usure: ceux des dents postérieures se comportent plutôt comme des «piliers basaux» que comme des «plis de compression». Mais quels que soient les termes utilisés, il faut avouer notre ignorance de la nature des protostylides et retenir qu'elle n'est probablement pas la même pour les D_2 et D_2 et les autres jugales, ainsi que le suggèrent les arguments suivants.

L'étude du matériel actuel montre que les fréquences des protostylides des dents antérieures et des autres ne sont pas directement proportionnelles; il semble même y avoir une certaine incompatibilité entre les deux structures: 8 % seulement des séries dentaires à protostylides le portent à la fois sur une P_2 ou D_2 et sur une dent postérieure. La rareté de cette association provient en partie des influences opposées exercées par l'usure: celle-ci, comme on l'a vu, tend à effacer le prostostylide des dents antérieures et à le faire apparaître sur les autres. Mais l'influence de l'usure n'est pas seule en cause: chez *E. grevyi* où les dents antérieures même usées conservent un protostylide, la fréquence de son association avec un ou des protostylides postérieurs reste inférieure à 20 %; d'autre part certaines espèces n'ont de protostylides que sur les dents postérieures. L'influence de l'usure et celle de l'appartenance spécifique s'exercent donc différemment sur les P_2 ou D_2 et sur les autres jugales.

Valeur discriminative du protostylide

Elle aussi diffère suivant les dents. L'observation de plus de 2300 jugales inférieures d'*Equus* actuels a mis en évidence le fort développement du protostylide et sa grande fréquence sur les P_2 et D_2 du Zèbre de Grévy. Par ce caractère *E. grevyi* s'oppose à presque toutes les autres espèces actuelles. Pour les dents postérieures, la figure 8 montre le comportement similaire des Zèbres, Anes et Hémiones. Les différen-

ces de ces groupes entre eux et avec le Cheval de Prjewalski demandent à être confirmées sur un plus grand nombre de dents à tous les stades d'usure. Celle-ci exerce en effet une influence certaine sur la fréquence du protostylide, notamment au niveau des D_3 et D_4. Il s'en suit que l'utilisation qu'on a fait du protostylide de ces dents pour rapprocher formes fossiles et formes actuelles (par exemple Zèbres et *E. stenonis)* est pour le moment abusive.

Evolution morphologique supposée du protostylide

Dans ses commentaires de l'étude de Rütimeyer, Forsyth Major (1880, p. 107–108) propose une interprétation différente des formations accessoires dentaires des Equidés. Pour lui tous ces piliers et plis ont la même signification et la même nature. Sur les dents peu usées, sur les lactéales et chez les espèces les plus anciennes il est plus fréquent d'observer des piliers isolés; sur les deuts usées, sur les définitives et chez les espèces plus récentes les piliers ont tendance à se fondre au reste de la dent pour devenir des plis d'émail, um peu comme le fait le protocone des jugales supérieures. Pour Van Hoepen (1932, p. 35–36) le passage se ferait en sens inverse. Le pli situé près de la racine de la dent se libérerait au cours de la croissance pour devenir un pilier isolé. Il s'agirait d'une réduction aboutissant à la disparition du protostylide, d'abord sur les définitives puis sur les lactéales qui conservent plus longtemps les caractères ancestraux.

Au cours de l'étude de plus de 3900 dents d'*Equus* actuels et fossiles aucun protostylide isolé n'a été rencontré. Qu'il s'agisse d'une anomalie rarissime ou d'une erreur d'observation, l'existence possible d'un tel pilier ne repose que sur le témoignage de Van Hoepen (1932, fig. 7). On ne peut donc suivre cet auteur lorsqu'il voit dans le pilier un stade normal de régression du pli protostylide ni accepter l'évolution inverse supposée par Forsyth Major. Chez *Equus* la question de la relation entre pilier isolé et pli est sans objet.

Fréquence comparée du protostylide sur les lactéales et les définitives. Déductions concernant l'évolution régressive ou progressive du protostylide

Le protostylide est considéré communément comme une structure en voie de régression. Aprés Forsyth Major et Van Hoepen, Quinn (1955, p. 68) note la disparition du protostylide dans toutes les lignées d'Equidés; elle s'y observerait indépendamment comme une tendance héritée en commun se manifestant à retardement.

Chez *Equus,* en l'absence de lignées évolutives certaines et bien documentées, cette opinion n'est fondée que sur les propositions suivantes: le protostylide est plus fréquent sur les lactéales que sur les définitives; les lactéales, plus archaïques que les définitives, conservent plus longtemps un protostylide voué à la disparition (elles seraient en retard dans l'acquisition d'un protostylide en voie de développement).

Le matériel observé dans ce travail apporte les éléments suivants : 1. la fréquence du protostylide des D_2 dépasse celle des P_2 chez les Zèbres, *E. tabeti* et *E. mauritanicus,* l'inverse est vrai pour les Chevaux, les Anes, *E. insulatus* et *E. santaelenae,* la fréquence est la même chez *E. andium,* pour les autres espèces fossiles la situation est inconnue faute d'un matériel suffisant; 2. le protostylide est plus fréquent sur les lactéales postérieures que sur les P_3P_4 de toutes les espèces actuelles et de la plupart des espèces fossiles bien documentées, font exception *E. insulatus* et *E. santa-elenae* où la fréquence est la même sur les deux types de dents et *E. andium* où elle est plus forte sur les P_3P_4.

Ainsi chez les *Equus* sud-américains la première proposition est infirmée. Si on admet la seconde, l'absence de protostylide sur les D_2 et sa grande fréquence sur les P_2 d'*E. insulatus* suggère une acquisition progressive. Chez *E. andium* descendant

possible d'*E. insulatus* (Hoffstetter 1952, p. 312) la fréquence du protostylide sur les P_2 a encore augmenté et les D_2 ont acquis à leur tour un protostylide fréquent (fig. 9). Les résultats sont donc cohérents. En revanche il est surprenant de trouver chez *E. andium* une diminution des protostylides des D_3D_4 en même temps qu'une augmentation de leur fréquence sur les P_3P_4. Cette anomalie résulte peut-être d'un nombre insuffisant de spécimens.

Dans le cas d'*E. tabeti* les deux propositions conduisent à supposer la régression du protostylide des dents postérieures et ne laissent entrevoir aucune filiation avec les formes asiniennes ou hémioniennes dont il est proche par son squelette: chez *E. asinus* et les Hémiones le protostylide — en voie de disparition — reste néanmoins plus fréquent que chez *E. tabeti* (fig. 10). La même contradiction apparaît pour *E. mauritanicus* comparé à *E. zebra* et *E. burchelli;* en outre pour cette dernière espèce le protostylide serait en régression sur les dents antérieures alors qu'il est totalement absent chez *E. mauritanicus* (fig. 10). Pour les deux espèces fossiles d'Afrique du Nord il faut donc rejeter tout lien phylétique avec les espèces actuelles qui leur ressemblent ou admettre que les deux propositions ne sont pas valables.

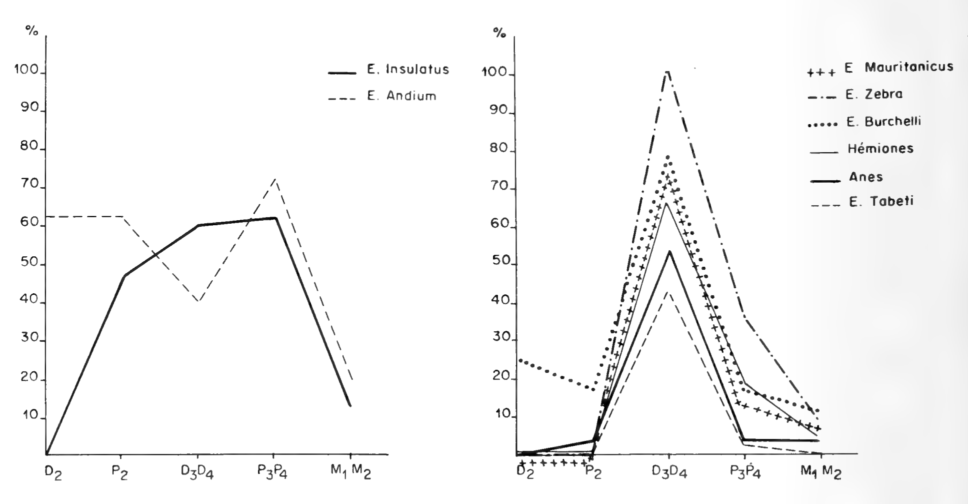


Fig. 9. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*E. insulatus* et de son descendant possible *E. andium*

Fig. 10. Pourcentage de protostylides sur les diverses dents d'*Equus* actuels et fossiles âgés de plus d'un an

En faveur de l'hypothèse inverse (apparition du protostylide sur les lactéales d'abord, sur les définitives ensuite) plaident les faits suviant.

Gromova (1949, 2e partie, p. 110) note que les stylides semblent se développer plutôt qu'involuer chez les Hipparions tout en étant d'emblée plus forts sur les lactéales que sur les définitives.

En Afrique de l'Est les *Equus* qu'on peut supposer à l'origine d'*E. grevyi* n'ont pas de protostylide sur les P_2 mais sur une D_2 au moins.

En Europe le protostylide est absent sur les P_2 des formes les plus anciennes mais présent sur une D_2 (Pardines) et sur les P_2 de gisements plus récents (Terranova, Senèze, Bucine).

Si on admet cette seconde hypothèse, rien ne s'oppose plus à la dérivation d'Anes ou d'Hémiones à partier d'*E. tabeti* ni de Zèbres (autres que le Zèbre de Grévy) à partir d'*E. mauritanicus:* pour toutes les dents protostylides sont plus fréquents chez les formes actuelles correspondantes (fig. 10).

A l'heure actuelle il est impossible de choisir entre les deux hypothèses faute de données suffissantes pour d'autres groupes. D'autre part, quelle que soit l'hypothèse envisagée, une partie des observations (Amérique du Sud ou Afrique) reste sans explication cohérente.

Aussi bien des questions concernant la nature et l'evolution du protostylide restent posées. Il faut y ajouter celles qui se rapportent à son rôle fonctionnel éventuel et à ses relations avec l'environnement. En particulier il est curieux de constater que les protostylides sont très fréquents chez les *Equus* sud-américains et certains Zèbres et que c'est aussi parmi les Zèbres et chez les *Equus* sud-américains qu'on observe des incisives inférieures dépourvues de cornets (HOFFSTETTER 1950; EISENMANN et DE GIULI 1974).

Remerciements

L'auteur exprime sa reconnaissance à tous les Directeurs, Conservateurs et Techniciens des collections ostéologiques actuelles et fossiles qui par leur accueil et leur aide ont rendu possible cette étude et notamment à: MM. ANTHONY et PETTER à Paris, DAVID, GUÉRIN et PHILIPPE à Lyon; MISONNE à Bruxelles et THYS VAN DEN AUDENAERDE à Tervuren; VAN BREE à Amsterdam et HUSSON à Leiden; BYCHOVSKY et BARYCHNIKOV à Leningrad; GENTRY à Londres; HÜRZELER, SCHAEFER, ENGESSER et HEIZMANN à Bâle, HUBER et LÜPS à Berne, KUHN SCHNYDER et CLAUDE à Zürich; HACKETHAL à Berlin, FRANZEN et LÜTT à Frankfurt, SCHLIEMANN, LEONHARDT et LORENZ à Hamburg, HERRE et REICHSTEIN à Kiel, HALTENORTH à Münich, DIETERLEN à Stuttgart; M. et Mme AZZAROLI à Florence; Mrs. MARGARET LEAKEY et J. HARRIS à Nairobi.

L'auteur remercie vivement de leur confiance YVES COPPENS qui lui a offert l'étude des Equidés de l'Omo récoltés par les missions françaises et RICHARD LEAKEY celle des Equidés de Koobi Fora. E. HEINTZ a autorisé l'étude du matériel de La Puebla de Valverde et accepté de critiquer ce manuscrit.

Certaines photographies d'*Equus* actuels (U.S.A.) et fossiles (U.R.S.S.) ont été étudiées grâce à l'amicale obligeance de JEAN BRUNET et de C. DE GIULI.

Les frais des missions d'étude en Suisse et en Allemagne ont été pris en charge par la R.C.P. 292 du C.N.R.S.: Anthropologie des Hommes fossiles et Paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique.

Résumé

L'observation de près de 4000 jugales inférieures d'*Equus* actuels et fossiles a mis en évidence la forte fréquence et les grandes dimensions du protostylide des P_2 et D_2 d'un Zèbre actuel: *E. grevyi.* Par sa constance ce caractère acquiert une valeur diagnostique certaine. Sur les autres dents et particulièrement sur les D_3 et D_4, la fréquence du protostylide paraît déterminée par le degré d'usure plus que par l'appartenance systématique. La nature du protostylide et son évolution — régressive ou progressive — sont discutées à l'aide de données obtenues chez les Zèbres, les Anes, les Hémiones et les Chevaux de Prjewalski actuels ainsi que certaines espèces pléistocénes non caballines d'Afrique, Europe, Asie et Amérique du Sud.

Summary

The protostylid: systematic value and phyletic significance in recent and fossil species of the genus Equus (Perissodactyla, Mammalia)

The study of nearly 4000 lower cheek teeth of recent and fossil *Equus* species shows the outstanding frequency and size of the protostylid on the P_2 and D_2 of *E. grevyi.* There are no such differences among the other teeth of recent species. On the D_3 and D_4 the protostylid occurrence seems to be very much dependent from the degree of abraison and cannot be considered of great systematic value. Nature and regressive or progressive evolution of the protostylid are discussed in the light of data obtained from recent Zebras, Asses, Half Asses and wild Horses as well as from some non-caballine African, European, Asiatic and South-American pleistocene species.

Zusammenfassung

Das Protostylid: systematischer Wert und phylogenetische Bedeutung bei rezenten und fossilen Arten der Gattung Equus (Perissodactyla, Mammalia)

Das Studium von etwa 4000 Unterkieferzähnen rezenter und fossiler *Equus*-Arten zeigt, daß bei *E. grevyi* das Protostylid der P_2 und D_2 ganz besonders häufig und auch stark ausgebildet ist. Seiner Konstanz wegen kommt diesem Merkmal ein entscheidender diagnostischer Wert zu. Bei den anderen Zähnen, und ganz besonders bei D_3 und D_4 scheint die Frequenz des Protostylids mehr vom Grad der Abkauung als von der systematischen Zugehörigkeit der Arten abhängig. Das Wesen des Protostylids und seine regressive oder progressive Stammesgeschichte werden an Hand von Beobachtungen bei Zebras, Eseln, Halbeseln, Przewalskipferden und gewissen pleistozänen nichtcaballinen Arten aus Afrika, Europa, Asien und Südamerika diskutiert.

Bibliographie

Arambourg, C. (1959): Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord Mém. Serv. carte géol. Algérie, N.S., Paléont. **4**, 161.

(1970): Les Vertébrés du Pléistocène d'Afrique du Nord. Arch. Mus. nat. Hist. nat. **7**, 128.

Azzaroli, A. (1965): The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno. Palaeontogr. ital. **59** (n. s. **29**), 12.

Baigusheva, V. S. (1971): Fossil Teriofauna of the Liventzovka Sand-Pit. (en russe). Materialy po faunam antropogena SSSR. Trudy Zool. Inst. **49**, 5—29.

Bolomey, A. (1965): Die Fauna zweier villafränkischer Fundstellen in Rumänien. Ber. Geol. Ges. **10**, 77—88.

Boule, M.; Thevenin, A. (1920): Mammifères fossiles de Tarija. Miss. scient. Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange. Paris: Soudier Edit.

Bruet, E. (1932): Recherches sur l'évolution continentale de quelques sédiments. Mém. Soc. Etud. Sc. nat. Haute-Marne, **1**, 279.

Chow, M. (1957): Notes on some mammalian fossils from the late cenozoic of Sinkiang. Vert. palasiat. **1**, 33—39.

Colbert, E. H. (1935): Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. Trans. Amer. Phil. Soc. **26**.

— (1940): Pleistocene Mammals from the Ma-Kai Valley of Northern Yunnan, China. Amer. Mus. Novitates **1099**, 1—10.

Delafond, F.; Deperet, C. (1894): Les terrains tertiaires de la Bresse et leurs gites de lignites et de minerais de fer. Ministère des Travaux Publics. Etudes des gites minéraux de la France.

Eisenmann, V.; Brunet, J. (1973): Présence simultanée de Cheval et d'Hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme); étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). Intern. Coll. on the Problem: The Boundary between Neogene and Quaternary. Collect. of Pap. **4**, 104—122.

Eisenmann, V.; Giuli, C. de (1974): Caractères distinctifs entre vrais Zèbres *(Equus zebra)* et Zèbres de Chapman *(Equus burchelli antiquorum)* d'après l'étude de 60 têtes osseuses. Mammalia **3**, 509—543.

Eisenmann, V. (1975): Nouvelles interprétations des restes d'Equidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pléistocéne inférieur de la Chine du Nord): *Equus teilhardi* nov. sp. Geobios **8**, 125—134.

Eisenmann, V.: Preliminary note on Equidae from the Koobi Fora Formation, Kenya. In: Coppens, Y.; Howell, C.; Isaac, G.; Leakey, R. (eds.), Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin. Univ. Chicago Press, sous Presse.

—: Equidae from Omo. Ibidem.

Falconer, N.; Cautley, P. T. (1849): Fauna Antiqua sivalensis. Atlas: part 9, Equidae, Ruminanta, Camelidae, Sivatherium. London: Smith, Elder et Cie.

Forstén, A. (1975): The fossil horses of the Texas gulf coastal plain: a revision. Pearce Sellards Ser. **22**, 1—86.

Forsyth Major, C. J. (1877—1880): Beiträge zur Geschichte der fossilen Pferde insbesondere Italiens. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. **4**, 153.

Gautier, F.; Heintz, E. (1974): Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). Bull. Mus. nat. Hist. nat., Sc. de la Terre **36**, 113—136.

Gazin, C. L. (1936): A study of the fossil horse remains from the upper Pliocene of Idaho. Proc. Unit. St. nat. Mus., Smiths. Inst. **83**, 281—320.

Giuli, C. de (1972): On the type form of *Equus stenonis* Cocchi. Palaentogr. ital. **68** (n. s. **38**), 35—49.

GROMOVA, V. (1949): Histoire des chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde. 1ère partie: Revue et description des formes. Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR. **17,** n° 1: 373.
— (1949): Histoire des chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde. 2ème partie: Evolution et classification du genre. Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR, **17,** n° 2: 162.
GROVES, C.; MAZAK, V. (1967): On some taxonomic problems of Asiatic Wild Asses; with the description of a new subspecies (Perissodactyla, Equidae). Z. f. Säugetierkunde **32,** 321—355.
HOEPEN, E. C. N. VAN (1932): Die Stamlyn van die Sebras. Paleont. Navors. Nas. Mus., **2,** 25—37.
HOFFSTETTER, R. (1950): La structure des incisives inférieures chez les Equidés modernes. Importance dans la classification des Zèbres-Couaggas. Bull. Mus. nat. Hist. nat. **22,** 684—692.
— (1952): Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. Mém. n° 66, Soc. géol. Fr., N. S. **31,** 1—391.
HOPWOOD, A. T. (1937): The former distribution of Caballine and Zebrine Horses in Europe and Asia. Proc. Zool. So. **106,** 897—912.
KRETZOI, M. (1954): Bericht über die Calabrische (Villafranchische) Fauna von Kislang. Kom. Féjer Jber. ung. geol. Anst. **1,** 239—265.
LEHMANN, U. (1957): Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb). Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg **26,** 60—99.
LIU, H. Y.; YOU, Y. Z. (1974): New materials of *E. yunnanensis* in Yanmou, Yunnan. On diagnosis of *E. yunnanensis* and phylogeny of *Equus* in Asia. Vert. Palasiat. 12, 126 bis 136.
LYDEKKER, R. (1882): Siwalik and Narbada Equidae. Mem. Geol Surv. India (Palaeont. Indica) **10,** 32.
MAC GREW, P. O. (1944): An early Pleistocene (Blancan) fauna from Nebraska. Field Mus. nat. Hist., Geol. ser. **9,** 33—66.
PEI, W. C. (1961): Fossil Mammals of Early Pleistocene age from Yuanmo (Ma-kai) of Yunnan. Vert. Palasiat. **5,** 27—30.
PETIT, M. (1939): Anatomie des molaires des Equidés, Cheval et Ane. Thèse de Sciences, Toulouse.
PRAT, F. (1968): Recherches sur les équidés pléistocènes de France. Thèse de Sciences, Bordeaux.
QUINN, J. H. (1955): Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. Univ. Texas Publ. **5516,** 102.
— (1957): Pleistocene Equidae of Texas. Univ. Texas, Rep. of Invest. **33,** 51.
RAVEN, T. (1935): Neue Funde quaternärer Säugetiere in den Niederlanden. II. Koninkl. Akad. Wetensch. Proc. Sect. Sci. **38,** 209—296.
RÜTIMEYER, L. (1863): Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde. Verhandl. naturf. Ges. Basel **3,** 558—696.
SHER, A. V. (1971): Les Mammifères et la stratigraphie du Pléistocène de l'extrême Nord-Orient de l'URSS et de l'Amérique du Nord. Akad. Nauk SSR (Commiss. Etud. Quat.) Moscou: Nauka.
STIRTON, R. A. (1942): Comments on the origin and generic status of *Equus*. J. Paleont. **16,** 627—637.
TEILHARD DE CHARDIN, P.; PIVETEAU, J. (1930): Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann. Paléont. **19,** 1—134.
TEILHARD DE CHARDIN, P. (1936): Fossil Mammals from Locality 9 of Choukoutien. Pal. sinica, ser. C **7,** 1—61.
VIRET, J. (1954): Le loess à bancs durcis de Saint Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon **4,** 1—200.
ZDANSKY, O. (1928): Die Säugetiere der Quartärfauna von Chou-Kou-Tien. Palaeont. sin., ser. C, **5,** 1—146.
— (1935): *Equus* und andere Perissodactyla. Palaeont. sin., ser. C, **6,** 1—54.

L'adresse de l'auteur: Mme VÉRA EISENMANN, Institut de Paléontologie, Muséum National d'Historie Naturelle, 8 Rue de Buffon, F-75005 aPris

Starkes Geweih eines Schomburgk-Hirsches (*Cervus schomburgki*) im Niedersächsischen Landesmuseum

Von G. Boenigk und G. Pucka

Aus dem Niedersächsischen Landesmuseum Hannover

Eingang des Ms. 23. 1. 1976

Bei Sichtungsarbeiten im Cerviden-Magazin des Niedersächsischen Landesmuseum stießen wir auf ein vergessenes, starkes Geweih des Schomburgk-Hirsches *(Cervus schomburgki* Blyth, 1863; syn. *Cervus duvauceli schomburgki;* syn. *Rucervus duvauceli schomburgki).* Die Geweihform dieser Art zeichnet sich durch Korbbildung und eine eigenartige Dichotomie der Enden aus, die es von anderen Cerviden-Geweihen auffällig unterscheidet (vgl. Bubenik 1966; verschiedene Abb. in Mohr 1968).

Dem Fund kommt eine besondere Bedeutung zu, da schädelechte Geweihe, Skelette und Felle des Schomburgk-Hirsches in den Sammlungen nicht häufig zu finden sind und als museale Kostbarkeiten gelten. Selbst Lebendfotografien von dieser Hirschart gibt es kaum. Die vorhandenen zeigen alle das männliche Tier, das 1899 in den Zoologischen Garten Berlin gekommen ist (Antonius 1937; Kühlhorn 1953; Mohr 1968). Das British Museum London hatte schon vor dem zweiten Weltkrieg für die Beschaffung eines Skelettes und Felles des Schomburgk-Hirsches 10 000 Goldmark geboten (Heck 1968). Burton (1965) gibt fälschlich (s. u.) an, daß der Schomburgk-Hirsch "known only from skulls bought on Siamese markets, never seen alive by Europeans".

Berichte über die Lebensweise des Schomburgk-Hirsches in freier Wildbahn liegen kaum vor. Eine Übersicht der bekannten Daten zu Aussehen, Biologie und Zoohaltung der Art gibt Mohr (1968). *Cervus schomburgki* gilt heute als ausgestorben. In der Literatur werden unterschiedliche Meinungen über den Zeitpunkt des Verschwindens dieser Hirschart vertreten; das dürfte jedoch in den Jahren 1930–1935 erfolgt sein (Gühler 1933; Giles 1937; Stockley 1933). Expeditionen zur Wiederentdeckung des Hirsches in Thailand verliefen ergebnislos (Kerr 1931; Pigot 1933).

In Zoologischen Gärten zählte der Schomburgk-Hirsch zu den größten Seltenheiten. Nur vier Zoos der Welt haben Wildfänge der Art gehalten, zum Teil als Einzeltiere: Berlin, Hamburg, Paris, Shanghai (Klös 1969; Mohr 1943; Schlawe 1963). Aus der Nachzucht von Hamburg gelangten noch Tiere in die Zoos von Köln und London. Nach Mohr (1968) waren insgesamt nur 17 Exemplare jemals in Tiergärten anzutreffen, vornehmlich gegen Ende des vergangenen Jahrhunderts. Von diesen Zootieren sind einzelne Stücke in die Museen von Hamburg und Paris gelangt (vgl. Mohr 1968), wo leider nicht alle den zweiten Weltkrieg unbeschadet überstanden. So besitzt das Zoologische Museum Hamburg kein Sammlungsmaterial von *Cervus schomburgki* mehr (Schliemann, briefl.). Die Seltenheit und Bedeutung dieser Cerviden-Art für europäische Tiergärten und Museen wird auch dadurch verdeutlicht, daß der bekannteste Tierbildhauer der Vorkriegszeit – Joseph Pallenberg (Köln) – den letzten Berliner Zoo-Hirsch als Kleinbronze modellierte. Diese Bronze sowie die oben genannten Fotos galten nach Klös (1969) als einziges Anschauungsmaterial der Art in Europa.

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 366–369

ISSN 0044–3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Der Fund des schädelechten Schomburgk-Geweihes im Niedersächsischen Landesmuseum ist bemerkenswert und von allgemein zoologischer Bedeutung. Besonders interessant ist darüber hinaus noch die Stärke des Geweihes, obwohl es für diese Hirschart keine hohe Endenzahl aufweist (ungerader Zwölfender). Nach WHITEHEAD (1972) befindet sich das stärkste registrierte Geweih der Art im British Museum London. Die Stangenlänge des Londoner Geweihes soll 30 inches (= 76 cm) entlang der äußeren Stangenbiegung messen. HALTENORTH (1963) gibt allerdings an, daß die Geweihlänge beim Schomburgk-Hirsch 88 cm erreichen kann. Die rechte Stange des Geweihes im Niedersächsischen Landesmuseum mißt 67 cm (Spitze abgebrochen), die linke Stange 74 cm. Damit wäre das Hannoversche Geweih in der Trophäenbewertung in unmittelbarer Nähe des Londoner Rekord(?)-Geweihes einzuordnen.



Geweih des Schomburgk-Hirsches im Niedersächsischen Landesmuseum Hannover (Foto: Landesmuseum, H. NÖLTER)

Es darf aber nicht unbeachtet bleiben, daß vermutlich in einigen Sammlungen – insbesondere privaten – noch unbekannte und/oder unerkannte Schomburgk-Geweihe vorhanden sind, da in den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts in Bangkok ein schwunghafter Handel (auch nach Europa) mit solchen Geweihen getrieben wurde (vgl. GÜHLER 1936). GÜHLER (l. c.) selbst besaß in Siam mehrere kapitale, vielendige Geweihe. Einzelne oder paarige Abwurfstangen von z. T. ungewöhnlicher Stärke und Vielendigkeit sind heute noch in einigen Sammlungen zu finden. So ist eine elfendige (!) Einzelstange im Besitz des Paläontologischen Institutes in Kiel. Unsere Anfragen bei etlichen Museen und Instituten in der Bundesrepublik und in der DDR ergaben jedoch nur drei positive Antworten bezüglich schädelechter Schomburgk-

Geweihe: Außer dem beschriebenen im Niedersächsischen Landesmuseum Hannover befindet sich ein Geweih in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates in München; es wurde am 9. 3. 1911 von Eisenhofer in Siam gesammelt (Reichholf, briefl.). Ein weiteres Geweih ohne Herkunftsbelege wird neben Skelett und Fell des letzten Hirsches (♂) aus dem Berliner Zoo im Museum für Naturkunde in Berlin (Ost) aufbewahrt (Hackethal, briefl.). Schließlich berichtet Festetics (briefl.) von einem endenreichen Geweih (ungerader Sechzehnender; größte Stangenlänge 67,8 cm; Herkunft unklar) im Institut für Wildforschung und Jagdkunde in Göttingen.

Leider ist die Herkunft des Hannoverschen Sammlungsstückes nur unzureichend bekannt, da die zugehörigen Karteiunterlagen während des zweiten Weltkrieges verlorengingen. Dem Jahrbuch des Provinzial-Museums zu Hannover (1910) ist zu entnehmen, daß das Schomburgk-Geweih dem Museum im Jahre 1909 vom Geh. Baurat Gehrts aus Hannover geschenkt wurde (Sammlungs-Nr. 974), der es zusammen mit einem kapitalen und einem schwachen Leierhirsch-Geweih *(Cervus eldii)* aus Siam mitbrachte. Name und Sammlungsnummer stimmen mit der Inschrift auf der Rückseite des Geweih-Aufsatzbrettes überein. Darüber hinaus ist in der Literatur und in Museumsbriefwechseln der entsprechenden Zeit nichts über das von uns aufgefundene Geweih verzeichnet.

Zusammenfassung

Im Niedersächsischen Landesmuseum Hannover wurde ein starkes Geweih des Schomburgk-Hirsches *(Cervus schomburgki* Blyth, 1863) gefunden. Die Art gilt als ausgestorben. Zootiere wurden äußerst selten gehalten; Museumsstücke (Skelette, Felle, Geweihe) sind museale Kostbarkeiten.

Summary

A fine antler of Schomburgk's Deer in the Niedersächsisches Landesmuseum

A fine antler of the Schomburgk's Deer *(Cervus schomburgki* Blyth, 1863) was found in the Niedersächsisches Landesmuseum Hannover. This species of deer is extinct now. Only a few specimens were kept in zoos; skeletons, skins and antlers are valuables in museums.

Literatur

Antonius, O. (1937): Zwei Abbildungen vom Schomburgk-Hirsch (*Rucervus schomburgki* Blyth) aus Zoologischen Gärten. D. Zool. Garten (NF) **8**, 209—211.

Bubenik, A. B. (1966): Das Geweih — Entwicklung, Aufbau und Ausformung der Geweihe und Gehörne. Hamburg.

Burton, M. (1965): Systematic Dictionary of Mammals of the World. 2. ed. London.

Giles, F. H. (1937): The riddle of *Cervus schomburgki.* J. Siam Soc., Nat. Hist., Suppl. **11**, 1—34.

Gühler, U. (1933): Further exemples of the Schomburgk Deer. J. Siam Soc., Nat. Hist. Suppl. **9**, 147—149.

— (1936): Beitrag zur Geschichte von *Cervus (Rucervus) schomburgki.* Z. Säugetierkunde 11, 20—31.

Haltenorth, Th. (1963): Die Klassifikation der Säugetiere. In: Handbuch der Zoologie. Bd. **8**, Mammalia. Berlin.

Heck, L. (1968): Echthirsche. In: Grzimeks Tierleben — Säugetiere 4. Zürich.

Jahrbuch des Provinzialmuseums zu Hannover (1910): Umfassend die Zeit 1. April 1909 bis 31. März 1910. Hannover.

Kerr, A. (1931): Habitat of Schomburgk's Deer. J. Siam Soc., Nat. Hist. Suppl. **8**, 216—217.

Klös, H.-G. (1969): Von der Menagerie zum Tierparadies — 125 Jahre Zoo Berlin. Berlin.

Kühlhorn, J. (1953): Eine zweite Fotografie des Schomburgk-Hirsches. D. Zool. Garten (NF) **20**, 50.

Mohr, E. (1943): Die ehemalige Hamburger Zucht des Schomburgk-Hirsches, *Rucervus schomburgki* Blyth. Zool. Anz. **142**, 30—35.

— (1968): Haltung und Zucht des Schomburgk-Hirsches, *Rucervus schomburgki* Blyth, 1863. D. Zool. Garten (NF) **36**, 34—57.

Pigot, R. (1933): A search for Schomburgk's Deer. J. Siam Soc., Nat. Hist. Suppl. **8**, 51—54.
Schlawe, L. (1963): Unbekannter Zoologischer Garten bei Berlin 1844—1869. Berlin.
Stockley, Ch. (1933): Reported shooting of the Schomburgk-Deer. J. Siam Soc., Nat. Hist. Suppl. **9**, 149.
Whitehead, G. K. (1972): Deer of the world. London.

Anschrift der Verfasser: Dr. Gerhard Boenigk und Gerd Pucka, Niedersächsisches Landesmuseum Hannover, Am Maschpark 5, D-3000 Hannover 1

Antorbitaldrüse und Tränennasengang von *Neotragus pygmaeus*

Von H.-J. Kuhn

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Göttingen

Eingang des Ms. 21. 1. 1976

Einleitung

Für die soziale Orientierung der meisten Säugetiere sind Sekrete von Hautdrüsen von Bedeutung. Dabei scheint in komplexen Drüsenorganen dem besonders gut haftenden und lipidreichen Sekret spezialisierter, holokrin sezernierender Haarbalgdrüsen die Funktion eines Trägers für das Sekret apokriner Hautdrüsen zuzukommen, welches Geruchsstoffe (Pheromone) enthält (Mykytowycz 1972). Durch pigmentierte Sekrete holokriner Drüsen können offenbar auch optische Signale gesetzt werden (Richter 1971, 1973; Starck und Schneider 1971).

Bei vielen Bovidae finden sich komplexe Drüsenorgane am Kopf, in der Leistengegend, an den Extremitäten oder an anderen Körperstellen. In letzter Zeit wurden besonders die vor dem Auge einiger Antilopen liegenden Gruppen spezialisierter Hautdrüsen, die als „Antorbitaldrüsen“ zusammengefaßt werden, genauer bearbeitet (*Madoqua* Richter 1971; *Cephalophus* Richter 1973).

Bei *Neotragus pygmaeus* (Linnaeus, 1758), dem Zwergböckchen aus den Waldgebieten Westafrikas, ließen die spärlichen Angaben in der Literatur keinen auffälligen Befund erwarten. Pocock (1918) hält die Voraugendrüse verglichen mit der anderer kleiner Antilopen für besonders primitiv. Zusammenfassend zitiert Schaffer (1940): „Pocock (1918) beschreibt hier ein rundliches Feld von beträchtlicher Größe, das nur wenig über die Hautoberfläche vorspringt und mit sehr kurzen Haaren bedeckt ist. In der Mitte des Drüsenfeldes ist eine Gruppe von Poren, aus denen ein gummöses Sekret ohne besonderen Geruch ausgepreßt werden kann. Es fehlt aber jede Einstülpung oder Tasche.“ Weitere Angaben Schaffers über „*Neotragus*“ beziehen sich auf *Madoqua*.

Im Jahre 1960 fiel mir in Liberia bei einem *Neotragus* die große Voraugendrüse und der vor ihr liegende luftgefüllte Blindsack auf. Später fand ich wiederholt erlegte „Rabbits“ bei liberianischen Jägern und bewahrte mir Material für eine anatomische

Z. Säugetierkunde 41 (1976) 369—380

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Untersuchung auf. Meine Hoffnung, einmal den Kopf eines Zwergböckchens für eine elektronenmikroskopische Untersuchung perfundieren und zur Aufklärung der Ontogenese des Antorbitalorgans Embryonen sammeln zu können, erfüllte sich jedoch nicht. Trotzdem stelle ich die bisherigen Ergebnisse zusammen, um einen morphologisch interessanten Sachverhalt nicht in Vergessenheit geraten zu lassen.

Material und Methode

Für die Untersuchung der Antorbitaldrüsen stand folgendes Material von *Neotragus pygmaeus* (Linnaeus, 1758) zur Verfügung:

1. Schädel eines subadulten Männchens aus Freemantown, Liberia, 18. Januar 1961. (Nr. A. 963 meiner Sammlung).
2. Kopf eines subadulten Männchens aus Peloken, Liberia, 3. Mai 1963 (Nr. B. 1725). Der Kopf wurde in Bouinscher Flüssigkeit fixiert und in 70 %igem Alkohol aufbewahrt. Die linke Antorbitaldrüse wurde entnommen, horizontal geteilt, in Paraplast-Plus eingebettet, in Schnitte von 16 μ Dicke zerlegt und mit Haematoxylin/Eosin, Azan, PAS, Alcianblau, Thionin, Resorcin-Fuchsin oder Bestschem Karmin gefärbt. Einige Schnitte wurden in Wasserstoffperoxid gebleicht. Der übrige Kopf wurde mit Salpetersäure entkalkt und makroskopisch präpariert.
3. Kopf eines juvenilen Männchens aus „Frog-City", etwa 30 Straßenkilometer nordöstlich von Zwedru, Liberia, 5. August 1975 (Nr. N. 2636). Die rechte Antorbitaldrüse wurde in einem Pikrinsäure/Eisessig-Gemisch fixiert, in 70%igem Alkohol aufbewahrt, in Paraplast-Plus eingebettet, in Schnitte von 7 μ Dicke zerlegt und mit Haematoxylin/Eosin, Azan oder PAS gefärbt. Der übrige Kopf wurde zunächst in 70 %igem Alkohol aufbewahrt, später mit Salpetersäure entkalkt und rechts paramedian geteilt. Die linke Schnauzenhälfte mit dem Septum nasi wurde in Paraplast-Plus eingebettet, in Schnitte von 24 μ Dicke zerlegt und Azan-gefärbt.
4. Kopf eines adulten Weibchens aus Kahnple, Liberia, 4. April 1963 (Nr. B. 1233). In Formol fixiert, makroskopische Präparation.
5. Foetus von etwa 70 mm Scheitelsteißlänge des Weibchens Nr. B 1233 aus Kahnple, 4. April 1963. In Formol fixiert. Der Kopf wurde abgesetzt, in Salpetersäure entkalkt, in Paraplast eingebettet, in frontale Schnitte von 10 μ Dicke zerlegt und mit Azan gefärbt. Von der vorderen Kopfhälfte wurde eine graphische Rekonstruktion angefertigt.

Angaben über die Fundorte der Tiere finden sich in Kuhn (1965).

Befunde

Die Antorbitaldrüse von *Neotragus pygmaeus* ist am lebenden Tier unauffällig. Vor und unter dem Auge liegt das von Pocock (1918) erwähnte kurzbehaarte, nur wenig erhabene Hautfeld. Kaudal kann man auf diesem Feld bei den beiden untersuchten Tieren unter unauffälligen, zerbröckelnden dunklen Auflagerungen einen engen Ausführungsgang freilegen, der von einem kleinen, unregelmäßig zerfurchten und gegenüber der Umgebung etwas dunkleren Hautareal umgeben ist (Abb. 1).



Abb. 1. Junger männlicher *Neotragus pygmaeus* (N. 2636). Längsovales kurzbehaartes Hautfeld zwischen Auge, Oberlippe und Rhinarium, an dessen Hinterrand die Mündung des holokrinen Anteils der Antorbitaldrüse und in dem kleinen dunklen Feld um diese die Mündungen der apokrinen Anteile der Antorbitaldrüse liegen (0,6×)

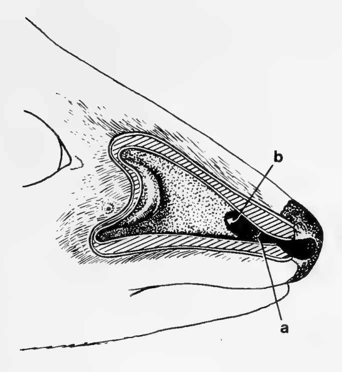


Abb. 2. Neotragus pygmaeus (N. 2636). Die Seitenwand des vom Tränennasengang ausgehenden Blindsackes, der sich von vorne der Antorbitaldrüse anlegt, ist abgetragen. a = Medialwand der schlitzförmigen vorderen Öffnung des Tränennasenganges, b = innerhalb der knöchernen Nasenkapsel liegender Hauptteil des Tränennasenganges

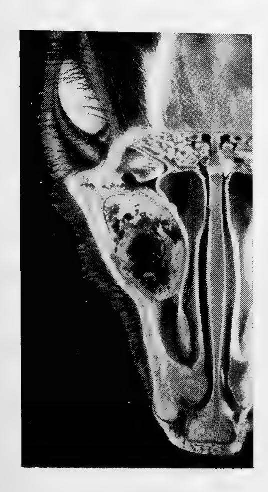
Auf entsprechenden Querschnitten durch den Kopf (Abb. 4, 9) findet man im Bereich des kurzbehaarten Hautfeldes unter der Haut der Schnauzenseite einen gewaltigen, pflaumenförmigen Drüsenkörper, die Antorbitaldrüse. Ihre bindegewebige Hülle verbindet sich medial und kaudal fest mit dem Periost der Voraugengrube des Schädels (Abb. 3). In diesem Bereich läßt sich deshalb die Drüse beim frischtoten Tier nur schwer vom Schädel ablösen. Von rostral legt sich eine blindsackartige Aus-



Abb. 3. Schädel von *Neotragus pygmaeus* (A. 963) von der Seite. Der Pfeil weist auf die Incisur im Vorderrand des Os praemaxillare, um die der Tränennasengang mit seinem außerhalb des Schädels liegenden Blindsack kommuniziert (Condylobasallänge 89 mm)

stülpung des Tränennasenganges um die Antorbitaldrüse (Abb. 2, 4). Die große Antorbitalgrube des Schädels wird also von der Antorbitaldrüse nicht ganz ausgefüllt, rostral liegt der Blindsack des Tränennasenganges darin. Dieser steht durch die Apertura piriformis mit dem Hauptteil des Tränennasenganges in Verbindung.

Im Inneren der Antorbitaldrüse liegt eine große, mit pigmentiertem Sekret ge-



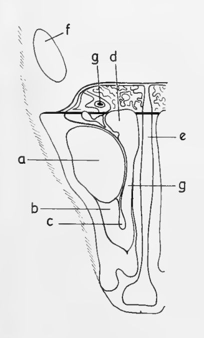


Abb. 4. Subadultes Männchen von *Neotragus pygmaeus* (B. 1725). Der Kopf wurde parallel zum Gaumen und senkrecht zu dieser Ebene durch die beiden vorderen Augenwinkel aufgeschnitten. a = Antorbitaldrüse, b = Blindsack des Ductus nasolacrimalis, c = Vorderrand des Os praemaxillare, d = Bulla im kaudalen Teil des Maxilloturbinale, e = Septum nasi, f = Auge, g = Ductus nasolacrimalis (0,8×)

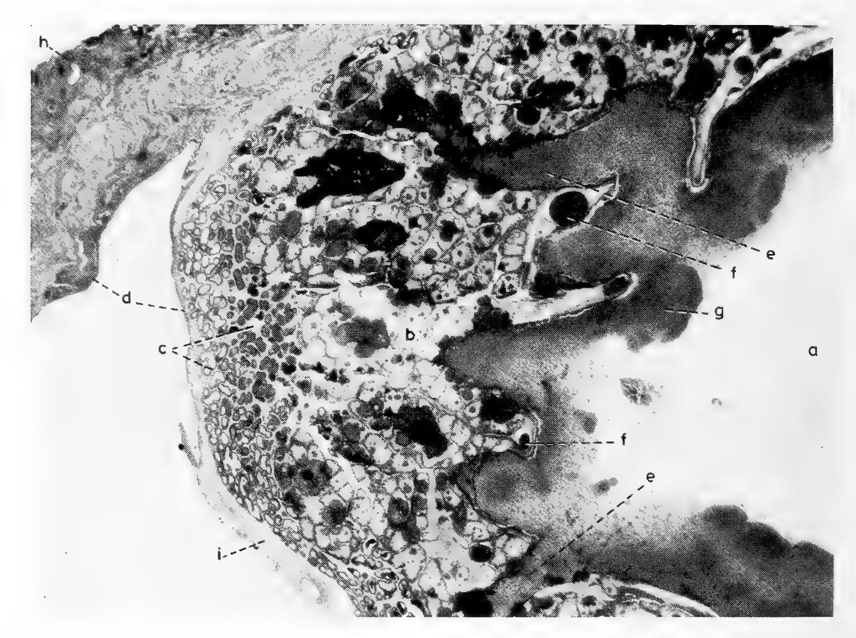


Abb. 5. Neotragus pygmaeus (B. 1725). Schnitt in Gaumenebene durch den rostralen Pol der Antorbitaldrüse (Schnitt Nr. 13a/2, H.-E.-Färbung). a = zentrale Zisterne des holokrinen Anteils der Antorbitaldrüse, b = gelapptes holokrines Endstück ohne Melanozyten, c = apokrine Tubuli in der Peripherie des Organs. Außenzone mit optisch leeren, Innenzone mit sekretgefüllten Lumina, d = Epithel des Blindsackes des Tränennasenganges, e = Mündungen von holokrinen Endstücken in die zentrale Zisterne. Die beiden mit e gekennzeichneten Läppchen bilden pigmentiertes Sekret, f = Ausführungsgänge apokriner Drüsen in Falten, die in die zentrale Zisterne vorspringen, g = pigmentiertes Sekret in der zentralen Zisterne, h = äußere Haut, i = bindegewebige Hülle des Antorbitalorgans und Periost der Voraugengrube (Vergrößerung 15×)

füllte Zisterne (Abb. 4, 5, 9). Der die Zisterne umschließende medial und kaudal breite, lateral aber sehr schmale Mantel aus Drüsenparenchym ist in unregelmäßiger Felderung dunkel und hell pigmentiert (Abb. 12).

Die Haut des Nasenrückens, der Wangen und der Oberlippe ist reich an großen, in die Haartrichter der Wurzelscheiden einmündenden Talgdrüsen und hauptsächlich unter den Haarwurzeln und Talgdrüsen liegenden, aber mit einem dünnen Ausführungsgang offenbar ebenfalls in die Haartrichter einmündenden apokrinen Schlauchdrüsen. An der Oberlippe findet sich ein kompliziert gebautes, recht großes Paket von Schlauchdrüsen, das hier nicht weiter beschrieben werden soll. Auf dem kurzbehaarten Feld vor der Antorbitaldrüse sind die beiden Drüsenarten besonders gut entwickelt. Auch hier liegen die Talgdrüsen epidermisnah neben den Haarwurzeln, die Knäuel der apokrinen Schlauchdrüsen tiefer. Unmittelbar um den schon makroskopisch erkennbaren Hauptausführungsgang der Antorbitaldrüse, das heißt in dem etwas dunkleren Hautfeld um diesen (Abb. 1), sind die Talgdrüsen besonders groß, ihr Sekret unterscheidet sich durch seine Anfärbbarkeit mit Alcianblau von dem der weiter entfernt liegenden holokrinen Hautdrüsen. Die in dieselben Wurzelscheiden mündenden apokrinen Drüsen sind enorm vergrößert und ihre Ausführungsgänge sind zisternenartig erweitert (Abb. 11, 12). Die gewundenen Drüsenschläuche bilden die unpigmentierte Außenschicht der Antorbitaldrüse (Abb. 5c), sie sind durch Bindegewebssepten undeutlich zu Läppchen zusammengefaßt. In der von den Tubuli der apokrinen Drüsen gebildeten Außenschicht des Antorbital-

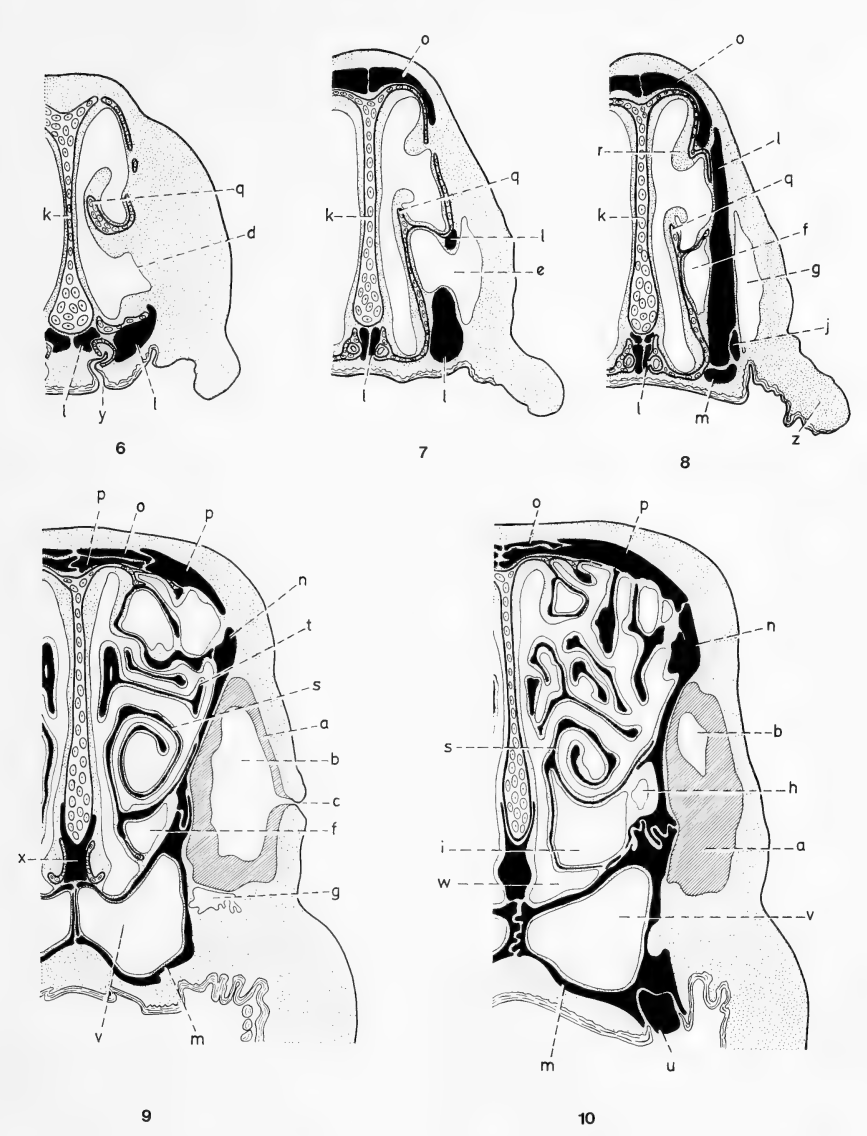


Abb. 6—10. Querschnitte durch die Regio ethmoidalis von *Neotragus pygmaeus* (N. 2636) (Abb. 6 Schnitt Nr. 46/8, Abb. 7 Schnitt Nr. 71/7, Abb. 8 Schnitt Nr. 83/2, Abb. 9 Schnitt Nr. 179/3, Abb. 10 Schnitt Nr. 210/1). Die Lage der Schnitte der Abb. 6—10 ist am unteren Bildrand der Abb. 13 eingezeichnet. a = Antorbitaldrüse, b = Zisterne im holokrinen Anteil der Antorbitaldrüse, c = Ausführungsgang des holokrinen Anteils der Antorbitaldrüse, d = Lateralwand der rostralen Öffnung des Ductus nasolacrimalis, e = Verbindung von Ductus nasolacrimalis und äußerem Blindsack in der Incisur des Os praemaxillare, f = Ductus nasolacrimalis zwischen knorpliger Nasenwand und Os praemaxillare, g = äußerer Blindsack des Ductus nasolacrimalis, h = Ductus nasolacrimalis am Austritt aus dem knöchernen Kanal im Os lacrimale, i = Bulla im kaudalen Abschnitt des Maxilloturbinale, j = Caninus, k = Septum nasi, l = Os praemaxillare, m = Os maxillare, n = Os lacrimale, o = Os nasale, p = Os frontale, q = Maxilloturbinale, r = Nasoturbinale, s = Os maxilloturbinale, t = Ethmoturbinale I, u = erster oberer Milchmolar (p 2), v = Sinus palatinus, w = unterer Nasengang, x = Vomer, y = Mündung des Ductus nasopalatinus, z = Oberlippe (3×)

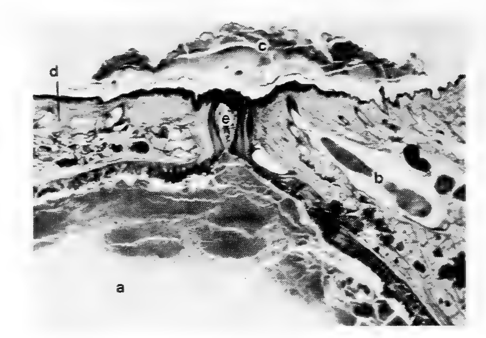


Abb. 11. Neotragus pygmaeus (B. 1725) (Schnitt Nr. 13a/2, H.-E.-Färbung). Schnitt durch den Ausführungsgang des holokrinen Drüsenanteils (e). Daneben weitere Ausführungsgänge apokriner Drüsen (b), die in die Haartrichter der Umgebung einmünden. Zisterne (a) mit pigmentiertem Sekret. Äußere Haut (d) mit Auflagerungen von eingetrocknetem Sekret (c). (Vergr. 10×)

organs läßt sich eine Außenzone mit leer erscheinenden Lumina der Drüsenschläuche von einer Innenzone unterscheiden, in der die Drüsenschläuche mit stark anfärbbarem Sekret gefüllt sind. Im Gegensatz zum Sekret des holokrinen Drüsenanteils ist das Sekret der Schlauchdrüsen PAS-positiv. Im rostralen Teil des Antorbitalorgans schieben sich die Ausführungsgänge der apokrinen Drüsen zwischen die Läppchen der holokrinen Drüse und werfen auf ihrem Weg zur Haut hohe, ins Innere der zentralen Zisterne vorspringende Falten auf (Abb. 5f). Kaudal sind die Ausführungsgänge der apokrinen Drüsen besonders stark erweitert (Abb. 11b, 12b), sie legen sich um den holokrinen Anteil des Organs und münden ebenfalls an Haartrichtern in unmittelbarer Umgebung des Ausführungsganges der holokrinen Drüse (Abb. 11). An den Endstücken der Tubuli lassen sich stellenweise apikale Protrusionen als Zeichen apokriner Sekretion nachweisen. Insgesamt scheinen die Antorbitalorgane der beiden untersuchten jugendlichen *Neotragus* nicht sehr aktiv gewesen zu sein; das die Tubuli auskleidende einschichtige Epithel ist meist flach oder kubisch, nur an wenigen Stellen prismatisch. Die einschichtig liegenden Epithelzellen der großen Ausführungsgänge sind kubisch bis flach.

Der makroskopisch erkennbare Hauptausführungsgang des Antorbitalorgans (Abb. 1, 11) entspricht der Mündung einer nicht mehr mit einem Haar in Zusammenhang stehenden, enorm vergrößerten holokrinen Drüse, die das Innere des Antor-

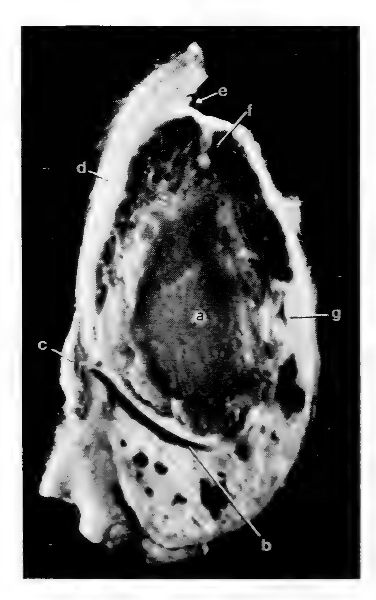


Abb. 12. Neotragus pygmaeus (B 1725). Schnitt in Gaumenebene durch die Antorbitaldrüse. Zentrale Zisterne (a) des holokrinen Anteils mit pigmentiertem Sekret gefüllt. Unregelmäßig angeordnete pigmentierte (f) und unpigmentierte (g) holokrine Endstücke. Kaudal stark erweiterter Ausführungsgang (b) einer apokrinen Drüse. Sekretauflagerungen auf der äußeren Haut (c). d = äußere Haut, e = Blindsack des Ductus nasolacrimalis (3×)

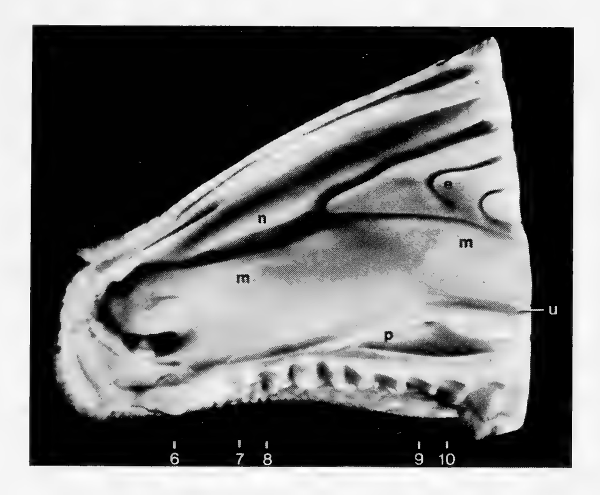


Abb. 13. Neotragus pygmaeus (N. 2636). Seitenwand der rechten Nasenhöhle von medial. (1,75×). Die Ziffern am unteren Bildrand geben die Lage der Schnitte der Abbildungen 6—10 an. m = Maxilloturbinale, n = Nasoturbinale, e = Ethmoturbinale, p = eröffneter Sinus palatinus, u = unterer Nasengang (Unter der Bulla im kaudalen Teil des Maxilloturbinale)

bitalorgans bildet. In unmittelbarer Umgebung des Ausführungsganges ist die Epidermis besonders hoch, sehr viele eng stehende und lange Corium-Papillen verankern sie fest. Lymphozyteneinlagerungen fehlen bei den untersuchten *Neotragus.* Auf den kurzen, mit mehrschichtigem unverhornten Plattenepithel ausgekleideten Ausführungsgang dieser Drüse (Abb. 11e) folgt im Inneren eine große Zisterne (Abb. 5a, 9b, 11a, 12a), die mit pigmentiertem körnigen und offenbar lipidreichen Sekret gefüllt ist. Die zentrale Zisterne ist beim Jungtier ebenfalls mit hohem, mehrschichtigen unverhornten Plattenepithel ausgekleidet, das von sehr dünnen fast bis an die Oberfläche reichenden Bindegewebspapillen durchsetzt ist. Beim älteren Tier, bei dem die Drüse bereits stärker sezerniert, ist dieses Epithel niedriger, aufgelockert und zeigt Alcianblau- und PAS-positive, offenbar aus zerfallenen Zellen hervorgegangene Einschlüsse. Es handelt sich hier wohl um flächige, holokrine Sekretion. In die Zisterne münden von allen Seiten, von lateral allerdings nur unbedeutende, vielfach gelappte Teildrüsen, die ganz ähnlich wie die Talgdrüsen der Haut gebaut sind. Eine besondere periphere Matrixzone ist an diesen Endstücken nicht zu erkennen. Die vakuolige Auflockerung des Plasmas der Zellen läßt vermuten, daß vor der Alkoholbehandlung hier Lipide eingeschlossen waren. Das Sekret des holokrinen Anteils des Antorbitalorgans unterscheidet sich von dem der übrigen Talgdrüsen erstens durch seine intensive Anfärbbarkeit mit Alcianblau, was auf einen hohen Gehalt an sauren Mucopolysacchariden schließen läßt, und zweitens — jedenfalls bei einigen Drüsenläppchen — durch seine Pigmentierung (Abb. 5, 12, 14). Pigmentierte und unpigmentierte Läppchen liegen offenbar regellos nebeneinander. Abbildung 14 zeigt je einen Ausschnitt eines unpigmentierten und eines pigmentierten Läppchens mit einem dazwischen liegenden Binde-

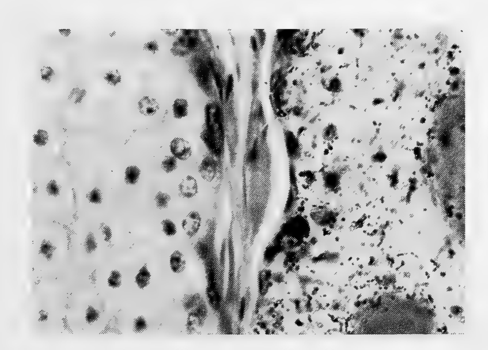


Abb. 14. Neotragus pygmaeus (B 1725). (Schnitt Nr. 13a/2, H.-E.-Färbung). Anschnitt eines unpigmentierten (links) und eines pigmentierten (rechts) Läppchens des holokrinen Anteils der Antorbitaldrüse mit zwischen den beiden liegendem Bindegewebe. Melanozyt. Pigmentgranula. (470×)

gewebsseptum. Im pigmentierten Teil ist ein Melanozyt zu erkennen, von dem offenbar die längsovalen Pigmentkörnchen in den übrigen Zellen stammen. Da sich das Pigment mit Wasserstoffperoxid leicht bleichen läßt, handelt es sich wohl um Melanin. Im nicht mehr zellig organisierten Sekret im Inneren der pigmentierten Drüsenläppchen liegen die Pigmentgranula viel konzentrierter als in den Zellen der Peripherie. Das ist ein Hinweis darauf, daß das Sekret der holokrinen Drüse nicht einfach durch Zellzerfall entsteht, sondern daß eine erhebliche Eindickung stattfindet.

Beim Foetus B. 1233 sind im Bereich des späteren Antorbitalorgans nur ganz wenige in die Tiefe aussprossende solide Epithelzapfen als Anlagen der Hautdrüsen vorhanden.

Der auffälligste Befund am Antorbitalorgan von *Neotragus* ist der vom Ductus nasolacrimalis ausgehende Blindsack, der sich von vorne der Drüse anlegt (Abb. 2, 4b). Der Ductus nasolacrimalis mündet rostral an der für Säuger ursprünglichen Stelle, das heißt vor der Lamina transversalis anterior, in einem senkrechten Schlitz in die Nasenhöhle (Abb. 2a, 6d, 15). In die Seitenwand dieses Schlitzes strahlen von außen Fasern der mimischen Muskulatur ein, die möglicherweise in der Lage sind, die Öffnung zu erweitern. Kaudal von der Mündungsstelle erweitert sich der Tränennasengang sehr stark (Abb. 4g). Der laterale Blindsack windet sich um den die Apertura piriformis mitbildenden Vorderrand des Os praemaxillare, der hier eine deutliche Incisur trägt (Pfeil in Abb. 3, Abb. 15). Der Blindsack nimmt, wie schon erwähnt, die vordere Hälfte der Voraugengrube ein und legt sich von vorne an das Antorbitalorgan (Abb. 2, 4b, 5d, 8g, 9g). Beim Foetus B. 1233 ist der extracraniale Blindsack des Ductus nasolacrimalis schon voll entwickelt (Abb. 15).

Der ebenfalls stark erweiterte Hauptteil des Tränennasenganges verläuft zunächst in der für Säuger typischen Lage an der Außenseite der knorpeligen Nasenkapsel im Sulcus nasolacrimalis an der Grenze von Lamina transversalis anterior und Paries nasi (Abb. 15) und medial von den Deckknochen dieser Region (Ossa praemaxillare, maxillare und lacrimale) nach kaudal. Der weite Sulcus wölbt ins Naseninnere einen Wulst vor. Von diesem entspringt das Maxilloturbinale (Abb. 7, 8). Durch die starke Einbuchtung der Nasenseitenwand nach medial verschwindet der untere Nasengang in diesem Bereich fast ganz (Abb. 7, 8, 13). Das Maxilloturbinale ist nur einfach gewunden; es fehlt aber nicht wie sonst bei Säugern mit einfach gewundener unterer Muschel (z. B. *Homo)* die obere, sondern die untere Windung. Etwa in der Mitte des Maxilloturbinale wird der Ductus nasolacrimalis relativ eng (Abb. 4, 9f) und tritt dann in einen vom Os lacrimale gebildeten Kanal ein (Abb. 10h). An derselben Stelle liegt die Kommunikation mit einer weiten, im kaudalen Abschnitt der unteren Muschel liegenden Bulla (Abb. 4d, 10i), deren Seitenwand von einer ventralen Lamelle des Os maxilloturbinale gebildet wird (Abb. 10s). Diese Bulla kommuniziert ausschließlich über den Ductus nasolacrimalis mit der Nasenhöhle. Der weitere Verlauf des eigentlichen Tränennasenganges zur Orbita ist unauffällig. Beim Foetus B. 1233 ist die Bulla, der kaudale Blindsack des Tränennasenganges in Abb. 15, noch sehr klein. Er sproßt von vorne in den Paries nasi ein.

Der extracraniale Blindsack des Ductus nasolacrimalis ist von einem mehrschichtigen oder mehrreihigen, unverhornten Epithel ohne Kinozilien ausgekleidet, das sich ähnlich wie das Übergangsepithel der ableitenden Harnwege in Abhängigkeit vom Dehnungszustand verändert. Wenn die Schleimhaut gedehnt ist, sind die Oberflächenzellen kubisch, wenn sie entspannt ist, hochprismatisch. Der unter dem Maxilloturbinale liegende, stark erweiterte Abschnitt trägt ein weniger hohes, leider nicht ausreichend fixiertes Epithel, bei dem es sich jedoch ebenfalls nicht um respiratorisches Epithel handelt. Beim frischtoten Tier Nr. 2636 war der Blindsack mit Luft gefüllt.

Pocock (1918) untersuchte ein junges Weibchen von *Neotragus pygmaeus,* bei dem er, wie erwähnt, ein kurzbehaartes Wangenfeld fand. Der Schädel weiblicher

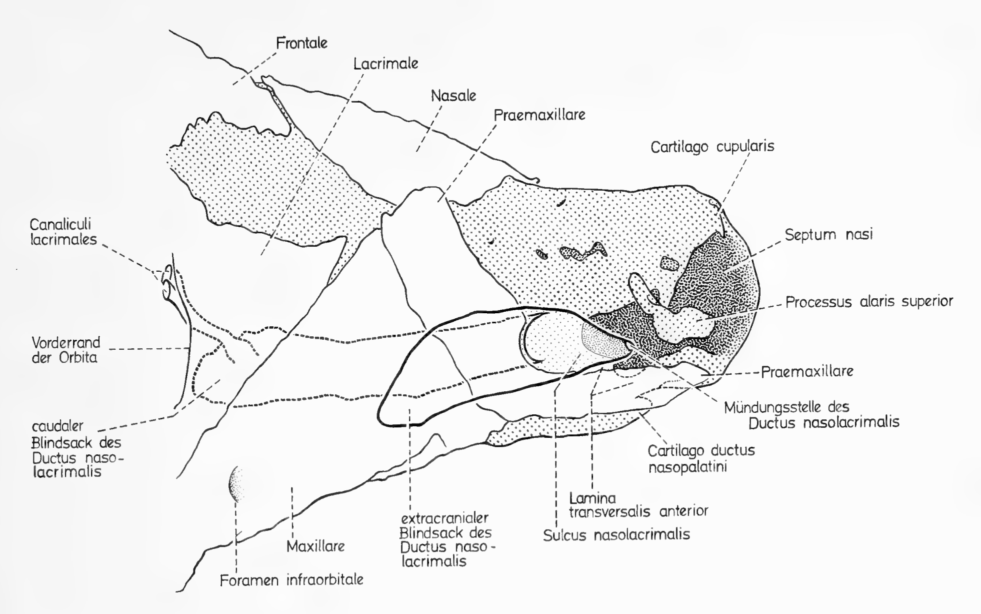


Abb. 15. Neotragus pygmaeus, Foetus von etwa 70 mm Scheitel-Steiß-Länge (B. 1233). Graphische Rekonstruktion der Regio ethmoidalis des Craniums und des Ductus nasolacrimalis von rechts. Freiliegende Teile des Chondrocraniums punktiert. Deckknochen weiß. Durch Deckknochen oder Chondrocranium verdeckte Abschnitt des Ductus nasolacrimalis gestrichelt. Mündung des Ductus nasolacrimalis durch die Fenestra narina des Chondrocraniums in die Nasenhöhle. Eintritt des Hauptteiles des Ductus durch die Apertura piriformis des Osteocraniums. Hier Einbuchtung des Vorderrandes des Os praemaxillare durch den nach lateral-caudal abgehenden extracranialen Blindsack. Kleiner caudaler Blindsack des Ductus nasolacrimalis an der Stelle, wo beim erwachsenen Tier die große Bulla liegt. (10×)

Neotragus hat eine sehr tiefe Voraugengrube und eine deutliche Incisur am Vorderrand des Os praemaxillare. Die Voraugendrüse des adulten weiblichen *Neotragus* B. 1233 unterscheidet sich makroskopisch nicht von derjenigen der Männchen. Das Antorbitalorgan und der extracraniale Blindsack des Tränennasenganges sind wohl nicht sexualdimorph.

Diskussion

Die Antorbitaldrüse von *Neotragus pygmaeus* wird von einer hochspezialisierten holokrinen Haarbalgdrüse und mehreren vergrößerten apokrinen Schlauchdrüsen gebildet, die in einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel zusammengeschlossen sind. Das Antorbitalorgan liegt am kaudalen Rand eines ausgedehnten Feldes von weniger stark differenzierten Hautdrüsen. Gegenüber diesen sind die Drüsen, die das Antorbitalorgan bilden, unter anderem charakterisiert durch die Größe, durch ihre der Sekretspeicherung dienenden Zisternen, und durch ein qualitativ abweichendes Sekret. Das Sekret des holokrinen Anteils der Antorbitaldrüse ist durch Melanin pigmentiert.

Auch die Antorbitalorgane der übrigen Antilopen, die in letzter Zeit genauer untersucht wurden, werden von vergrößerten holokrinen und apokrinen Hautdrüsen gebildet. Bei *Cephalophus* und *Sylvicapra* (Richter 1973) ist eine Reihe von hintereinander liegenden holokrinen Talgdrüsen vergrößert, ihre der Sekretspeicherung dienenden Ausführungsgänge sind erweitert. Oberhalb und unterhalb dieser holokrinen Drüsen münden die erweiterten Ausführungsgänge apokriner Hautdrüsen. Zum Teil sondern die holokrinen Anteile der Antorbitalorgane von *Cephalophus*

ein stark pigmentiertes Sekret ab, es kommen aber auch ganz unpigmentierte Drüsen vor. Bei *Madoqua* fand RICHTER (1973) zwei bis drei vergrößerte holokrine Drüsen, die den zentralen Anteil des Antorbitalorgans bilden und die mit je einem Ausführungsgang, der dem von *Neotragus* auffällig ähnelt, in eine Tasche der äußeren Haut als Sekretspeicher einmünden. Diese Hauttasche kann bei *Madoqua* zur Sekretabgabe offenbar durch die mimische Muskulatur geöffnet werden. Bei keiner der bisher daraufhin untersuchten Antilopen findet sich eine so große Zisterne innerhalb einer holokrinen Drüse wie bei *Neotragus*. Die Gesamtheit der erweiterten Ausführungsgänge der bis zu 20 holokrinen Einzeldrüsen von *Cephalophus* dürfte allerdings eine vergleichbare Speicherkapazität haben.

Das Sekret im Inneren der holokrinen Drüsenläppchen färbt sich mit Alcianblau intensiv an, während fast alle Drüsenzellen – auch die, deren Kerne schon pyknotisch verändert sind – farblos bleiben. Möglicherweise scheiden die in der Peripherie des Drüsenläppchens liegenden Zellen saure Mucopolysaccharide (bzw. Mucine) aus, die über die Zellspalten dem Sekret beigemischt werden. In diesem Falle wäre der holokrine Anteil der Antorbitaldrüse von *Neotragus* in der Klassifikation von SCHAFFER (1924) als mero-holokrine, polyptyche Hautdrüse zu bezeichnen. Dies kann jedoch nur durch elektronenmikroskopische und histochemische Untersuchungen geklärt werden, für die gegenwärtig kein geeignetes Material zur Verfügung steht.

Zur Sekretabgabe aus der Zisterne durch den winzigen Ausführungsgang muß sehr wahrscheinlich ein erheblicher Druck auf das Antorbitalorgan ausgeübt werden. Da keinerlei Verhaltensbeobachtungen an *Neotragus* vorliegen, kann der auffällige anatomische Befund eines außerhalb des Schädels liegenden Blindsackes des Tränennasenganges, der sich von vorne dem Antorbitalorgan anlegt, nur schwer funktionell gedeutet werden. Ich sehe in diesem Blindsack vorläufig einen der Auspressung des Sekretes aus dem Antorbitalorgan dienenden Hilfsapparat. Wenn das Tier das weniger stark differenzierte Drüsenfeld in der Wangenhaut von vorne nach hinten an einem festen Gegenstand abstreicht, wird zuerst die Verbindung des Blindsackes mit dem Tränennasengang geschlossen, so daß dann die Luft im Blindsack von vorne auf die Antorbitaldrüse gepreßt werden kann (vgl. Abb. 2, 4).

Daß *Neotragus* mit dem stark pigmentierten Sekret seiner Antorbitaldrüse auch optische Markierungen setzt, läßt sich gegenwärtig nur vermuten.

Bei der anatomischen Beschreibung des offenbar luftgefüllten Blindsackes, der sich von vorne der Antorbitaldrüse anlegt, wurde von einer morphologischen Interpretation ausgegangen, die diskutiert werden muß. Ganz eindeutig zu homologisieren ist der Ductus nasolacrimalis von *Neotragus* lediglich in der Orbita und im Kanal im Os lacrimale. Bei dem sehr stark erweiterten, kaudal bullös aufgetriebenen Gang unter dem Maxilloturbinale (Abb. 4) könnte es sich auch um einen abgegliederten Teil der Nasenhöhle handeln. In diesem Falle hätte der Ductus nasolacrimalis an einer von anderen Säugern *(Canis, Sus, Rhinolophus, Homo)* bekannten Stelle eine sekundäre Einmündung in die Nasenhöhle. Gegen diese morphologische Deutung spricht aber, daß der rostral unter dem Maxilloturbinale liegende, stark erweiterte Gang – genau wie der Ductus nasolacrimalis bei in dieser Hinsicht weniger stark spezialisierten Säugern – außerhalb der knorpligen Nasenkapsel liegt, und daß seine rostrale Mündung vor der Lamina transversalis anterior ebenfalls identisch ist mit der eines primitiven Tränennasenganges. Der Gang bildet in diesem Bereich eine tiefe Furche in der Seitenwand der Nasenkapsel, genau wie ein Tränennasengang. Von hier entspringt ins Innere der knorpligen Nasenkapsel das Maxilloturbinale, so wie es in der Regel bei Säugern mit primärem Verlauf des Tränennasenganges der Fall ist. Die Homologie des rostralen Abschnittes des unter dem Maxilloturbinale liegenden Ganges mit dem rostralen Abschnitt des Tränennasenganges halte ich aus diesen Gründen für sehr wahrscheinlich. Deshalb ist auch der außerhalb des Schädels

liegende Blindsack vom Ductus nasolacrimalis abzuleiten. Nicht so eindeutig ist vorerst die große, kaudal im Maxilloturbinale liegende Bulla zu homologisieren. Sie könnte entweder ebenfalls aus dem Tränennasengang hervorgegangen oder ein abgegliederter Teil der Nasenhöhle sein, der sich sekundär mit dem Tränennasengang verbunden hat. Der Ductus nasolacrimalis von *Neotragus* hätte im letzteren Fall sowohl eine primäre Mündung im Bereich des Vestibulum nasi als auch eine sekundäre Verbindung mit einem abgegliederten und sonst ganz geschlossenen Teil der Nasenhöhle, eben der Bulla im kaudalen Teil des Maxilloturbinale. Da beim Foetus B. 1233 die Bulla, das heißt der epitheliale Blindsack in Abb. 15, noch sehr klein ist und offenbar erst im Begriff ist nach kaudal auszuwachsen, halte ich sie für ein Derivat des Tränennasenganges und nicht für einen abgegliederten Teil der Nasenhöhle. Zu einer exakteren morphologischen Analyse könnte die Untersuchung von früheren Ontogenesestadien führen.

Ein zweiter denkbarer Weg, zu einer morphologischen Deutung zu kommen, wäre die Untersuchung der nächsten Verwandten von *Neotragus,* bei denen möglicherweise der Tränennasengang weniger spezialisiert und damit morphologisch leichter zu interpretieren sein könnte. Auch dieser Weg führte jedoch nicht weiter: Vom Schädel der *Neotragus pygmaeus* nächstverwandten und ihn geographisch in Mittel- und Ostafrika vertretenden Antilopen *Hylarnus batesi* und *Nesotragus moschatus* ist in der Literatur ein an der Seite des Rostrums liegendes Foramen zwischen Os praemaxillare und Os maxillare beschrieben. Ich nahm zunächst an, daß bei diesen Antilopen die Verbindung des Tränennasenganges mit einem außerhalb des Schädels liegenden Blindsack weiter nach kaudal verlagert und zwischen Os praemaxillare und Os maxillare zu liegen gekommen sei. Dies wäre ein wesentlich spezialisierterer Zustand als bei *Neotragus* gewesen, der zur morphologischen Beurteilung von *Neotragus* nichts hätte beitragen können. Am Schädel eines *Nesotragus moschatus* zeigte sich dann, daß dieses Foramen über dem Maxilloturbinale in die knöcherne Nasenhöhle mündet, also mit dem Tränennasengang eigentlich gar nichts zu tun haben kann. Eine Incisur am Vorderrand des Os praemaxillare fehlt *Nesotragus moschatus* sicher und wahrscheinlich — sie ist nirgends erwähnt oder abgebildet — auch *Hylarnus batesi.* Weiteres Vergleichsmaterial war mir nicht zugänglich.

Pocock (1918) hielt die Voraugendrüse von *Neotragus pygmaeus* für primitiver als die der anderen von ihm in der Unterfamilie Neotraginae zusammengefaßten kleinen afrikanischen Antilopen und die der Ducker (Cephalophinae). Zu dieser Meinung war er aufgrund des äußeren Aspektes gelangt. Die anatomische Untersuchung ergibt jedoch, daß die Antorbitaldrüse von *Neotragus* mit ihrer großen intraglandulären Zisterne und ihrem pigmentierten Sekret keineswegs weniger spezialisiert ist als die der von Pocock zum Vergleich herangezogenen Antilopen. Vielmehr ist das Antorbitalorgan von *Neotragus* wegen des vom Tränennasengang gebildeten Hilfsapparates das spezialisierteste, das wir überhaupt kennen.

Danksagungen

Fräulein Johanna Kühn und Fräulein Friedrun Kammer danke ich für die histologische Aufarbeitung des Materials, Frau Irma Schröder für die Anfertigung der Photographien und Herrn Egbert von Bischoffshausen für die Zeichnungen.

Frau Professor Dr. Henriette Oboussier, Hamburg, die mir zum Vergleich freundlicherweise einen Schädel von *Nesotragus moschatus* von Dueben, 1846 zur Verfügung stellte und Frau Dr. Gerda Schütt, die das Manuskript kritisch durchsah, danke ich herzlich.

Zusammenfassung

Die Antorbitaldrüse von *Neotragus pygmaeus* wird von einer sehr großen holokrinen und mehreren apokrinen Drüsen gebildet, die gemeinsam in einer bindegewebigen Kapsel liegen. Die holokrine Drüse ist vielfach gelappt und enthält eine große, der Sekretspeicherung dienende zentrale Zisterne. Einige Endstücke produzieren pigmentiertes Sekret. Die holokrine Drüse mündet in einem makroskopisch gerade noch erkennbaren Ausführungsgang vor und unterhalb des vorderen Augenwinkels. In die unmittelbar um diese Öffnung liegenden Haartrichter münden die apokrinen Drüsen, die mit ihren gewundenen Endstücken einen Mantel um den holokrinen Anteil der Antorbitaldrüse bilden. Das Sekret der apokrinen Drüsen wird in den stark erweiterten Ausführungsgängen gespeichert. Die Antorbitaldrüse liegt am kaudalen Rande eines Hautfeldes mit gut entwickelten, jedoch weniger spezialisierten Haarbalg- und apokrinen Schlauchdrüsen.

Der Ductus nasolacrimalis von *Neotragus* mündet an der für Säuger primären Stelle durch die Fenestra narina des Chondrocraniums in die Nasenhöhle ein. Unmittelbar kaudal von dieser Stelle, noch bevor der Gang in die Apertura piriformis des Osteocraniums eintritt, gibt er nach lateralkaudal einen großen Blindsack ab, der sich außerhalb des Schädels von vorne der Antorbitaldrüse anlegt. Kurz bevor er in den Kanal im Os lacrimale eintritt, geht weiter ein großer kaudaler Blindsack vom Ductus nasolacrimalis ab, der am Schädel adulter *Neotragus* eine große Bulla bildet. Drucksteigerung in dem extracranialen Blindsack könnte bei der Sekretabgabe eine Rolle spielen.

Summary

The antorbital gland and the nasolachrymal duct of Neotragus pygmaeus

The antorbital gland of *Neotragus pygmaeus* is composed of one very large holocrine and several apocrine glands. These glands are enclosed by a common capsule of connective tissue. The holocrine gland is lobulated; some lobules produce pigmented secretions. It has a central cistern, in which the secretions are stored. The central cistern has a fine secretory duct to the external skin which opens in front of and below the anterior corner of the eye. The apocrine glands open into the necks of the hair follicles around the opening of the holocrine gland. The winding tubules of the apocrine glands form the external layer of the antorbital gland. The secretions of the apocrine glands are stored in the enlarged secretory ducts. — The antorbital gland is situated at the posterior margin of an area of skin with large, but less specialized holocrine and apocrine glands associated with short hairs. — A blindsack outside of the skull is considered to be derived from the nasolachrymal duct. It originates from the anterior end of this duct, bends around the anterior margin of the premaxilla and is apposed to the anterior wall of the antorbital gland. By increasing the pressure in this blindsack ejection of the secretions from the antorbital gland possibly is facilitated.

Literatur

Kuhn, H.-J. (1965): A provisional check-list of the mammals of Liberia. Senck. biol. **46,** 321—340.

Mykytowycz, R. (1972): The behavioral role of the mammalian skin glands. Naturwissenschaften **59,** 133—139.

Pocock, R. J. (1918): On some external characters of ruminant Artiodactyla. P. I. The Cephalophinae, Oreotraginae and Madoquinae. Ann. Mag. nat. Hist. (9) **1,** 426—436.

Richter, J. (1971): Untersuchungen an Antorbitaldrüsen von *Madoqua* (Bovidae, Mammalia). Z. Säugetierkunde **36,** 334—342.

Richter, J. (1973): Zur Kenntnis der Antorbitaldrüsen der Cephalophinae (Bovidae, Mammalia). Z. Säugetierkunde **38,** 303—313.

Schaffer, J. (1924): Zur Einteilung der Hautdrüsen. Anat. Anz. **57,** 353—372.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. Berlin und Wien: Urban und Schwarzenberg.

Starck, D.; Schneider, R. (1971): Zur Kenntnis insbesondere der Hautdrüsen von *Pelea capreolus* (Forster, 1790) (Artiodactyla, Bovidae, Antilopinae, Peleini). Z. Säugetierkunde **36,** 321—333.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 6. September 1976 im Hörsaal S 11 der Neuen Universität, Olshausenstraße 40—60, Kiel

Der 1. Vorsitzende, Herr Frick, eröffnet die Versammlung um 17.15 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Kuhn verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1975:
   Im Berichtsjahr erschien der 40. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten. Neu aufgenommen wurden seit der letzten Tagung 37 Mitglieder, ausgetreten sind 9. 6 Mitglieder sind verstorben:
   S. D. Prinz Johannes von und zu Liechtenstein, Vaduz, Mitglied seit 1957.
   Prof. Dr. C. Sprehn, Celle, Mitglied seit dem Gründungsjahr 1926.
   Prof. Dr. G. H. W. Stein, Fürstenwalde, Mitglied seit 1927.
   Herr Verleger E. Klinz, Halle/Saale, Mitglied seit 1955.
   Herr R. Moldenhauer, Bremen, Mitglied seit 1955.
   Dr. H. Schaefer, Hoffnungsthal, Mitglied seit 1969.
   Vom 8. bis 12. September 1975 hielt die Gesellschaft auf Einladung Innsbrucker Kollegen ihre 49. Hauptversammlung im Kongreßhaus der Stadt Innsbruck ab. Etwa 120 Mitglieder und Gäste nahmen teil an den wissenschaftlichen Sitzungen mit 47 Vorträgen und Filmen. Eine Führung durch den Alpenzoo unter der Leitung von Prof. Psenner und eine ganztägige Exkursion in das Ötztal beschlossen die Tagung.
3. Herr Gorgas erläutert den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1975. Er weist darauf hin, daß noch 49 Mitglieder ihren Jahresbeitrag 1976 bisher nicht bezahlt haben.
4. Herr Roer teilt im Namen der nicht anwesenden Kassenprüfer mit, daß die Prüfung keinen Anlaß zu Beanstandungen gegeben habe.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1975 werden einstimmig angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Jahr 1976 werden wiederum die Herren Engländer und von Lehmann und als ihr Stellvertreter Herr Roer gewählt.
7. Die Jahresbeiträge 1977 werden in gleicher Höhe wie im Vorjahr festgelegt: reguläre Mitglieder 50,– DM, Studenten 25,– DM, Ehefrauen von Mitgliedern 5,– DM.
8. Eine Einladung von Herrn Kolb, die 51. Jahrestagung 1977 in Bamberg abzuhalten, wird angenommen. Die Tagung wird voraussichtlich Anfang September stattfinden.
   Herr Frick teilt ferner mit, daß 1978 wahrscheinlich Herr Claude nach Zürich und in einem der kommenden Jahre Herr Moeller nach Heidelberg einladen wird.
9. Für den neuen Vorstand, der vom 1. 1. 1977 bis zum 31. 12. 1981 amtieren soll, schlägt Herr Frick im Namen des alten Vorstandes die Herren Röhrs, Klös, Strauss, Haltenorth, Kuhn, Everts und Niethammer zur Wahl vor.

Schriftlich, einzeln und geheim werden bei Teilnahme von 70 Mitgliedern gewählt als

1. Vorsitzender: Herr RÖHRS (56 Stimmen)
2. Vorsitzender: Herr KLÖS (55 Stimmen)
3. Vorsitzender: Herr STRAUSS (54 Stimmen)

Beisitzer: Herr HALTENORTH (58 Stimmen)
Geschäftsführer: Herr KUHN (68 Stimmen)
Schatzmeister: Herr EVERTS (55 Stimmen)
Schriftführer: Herr NIETHAMMER (62 Stimmen)

Die Gewählten nehmen die Wahl an.

10a. Herr KUHN verliest ein Schreiben von Herrn HUBERTO SILVA, Brasilien, an Herrn HALTENORTH, in dem dieser um Bekanntgabe bittet, daß er zur zoologischen Erforschung eines 1500 km² großen Gebietes mehrere Mammalogen, darunter zwei Spezialisten für Nager und einen für Fledermäuse, suche. Flugkosten werden erstattet, Monatsgehalt 5000 Cruzeiros. Interessenten mögen sich mit Herrn HALTENORTH in Verbindung setzen.

b. Herr FRICK regt an, Interessenten in der DDR die Zeitschrift für Säugetierkunde auf dem Wege privaten Schriftentausches zu beschaffen.

c. Herr FRICK verliest den Entwurf eines Schreibens an den Kultusminister von Hessen, in dem die Erhaltung der Fundstätte Messel begrüßt wird, sowie eines Briefes an den Präsidenten der DFG, der Ausstattung und Leistung der prähistorischen Forschungsstätte in Schleswig-Kiel würdigt. Die Mitgliederversammlung stimmt diesen Schreiben zu.

d. Herr POHLE dankt dem Vorstand, insbesondere Herrn FRICK, für die in der vergangenen Amtsperiode geleistete Arbeit.

e. Herr PODUSCHKA bittet darum, bei künftigen Tagungen in die Liste der Teilnehmer auch deren Anschriften aufzunehmen. Er erklärt sich bereit, im kommenden Jahr diese Adressenliste abzufassen.

Die Sitzung endet um 18.30 Uhr.

Prof. Dr. H. FRICK	Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. J. NIETHAMMER
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

BUCHBESPRECHUNGEN

STEPHAN, H.: **Allocortex.** In: W. BARGMANN (Hrsg.), Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. 4/9. Berlin–Heidelberg–New York: Springer 1975. 998 S., 465 z. T. farb. Abb., 680,– DM.

Als Allocortex werden jene vorwiegend basal gelegenen Rindenstrukturen im Endhirn zusammengefaßt, welche den einheitlicher aufgebauten Anteilen des Isocortex (= Neocortex) gegenüberstehen. HEINZ STEPHAN vom Max-Planck-Institut für Hirnforschung, Frankfurt, hat sich seit nunmehr über 20 Jahren unter anderem mit phylogenetischen Größenänderungen, Lageänderungen und Umproportionierungen von Hirnteilen in der „aufsteigenden Reihe" von Insektivoren zu Primaten befaßt. Sein besonderes Interesse gilt den allokortikalen Strukturen. Nunmehr legt H. STEPHAN in einem detaillierten und umfassenden Werk den heutigen Wissensstand über diesen Hirnteil dar. Neben Einleitung und Begriffsdefinition sind folgende Kapitel abgehandelt: Makromorphologie der Oberflächenstrukturen, phylogenetische Entwicklung, Gefäßversorgung, ontogenetische Entwicklung (Morphogenese), ontogenetische Entwicklung (Histogenese, Corticogenese), Mikroskopische Anatomie, funktionelle Systeme des

Allocortex. Definitionen, Literatur sowie Autoren- und Sachverzeichnisse beschließen den Band. Entsprechend dem Erscheinen in diesem Handbuch nimmt das Kapitel über die mikroskopische Anatomie der Allocortexstrukturen den weitaus größten Teil ein (über 600 Seiten). Für alle 14 Strukturen werden folgende Themen abgehandelt: Schichtung und Schichtzahl, vergleichende mikroskopische Anatomie, Morphologie und Ultrastruktur der Bauelemente, Angioarchitektonik, Chemoarchitektonik, synaptische Organisation, Faserverbindungen, Funktion.

Mit Recht nimmt die vergleichend-anatomische Betrachtungsweise einen großen Raum ein. Größenänderungen und Verlagerungen allokortikaler Teile von basalen makrosmatischen Insektivoren zum mikrosmatischen Menschen werden besonders deutlich. Innerhalb des Allocortex unterliegen nur die olfaktorischen Zentren einer starken Regression, die limbischen Anteile haben deutliche Progression erfahren. Diese äußert sich nicht nur in zunehmender Größe und Ausdehnung, sondern auch in einem stärkeren Grad der Differenzierung. Zum Verständnis des menschlichen Hirnbauplans ist dies von ausschlaggebender Bedeutung, denn neben der Neocortex-Entfaltung muß auch den allokortikalen limbischen Regionen ein wichtiger Anteil am Prozeß der Menschwerdung zugestanden werden. Als wesentliche Funktionen der limbischen Gebiete werden Beziehungen zum emotionalen Verhalten diskutiert: emotionale Reaktionen und Aggressivität, Integration emotionaler Prozesse mit somatischen und autonomen Funktionen, affektive und intellektuelle Leistungen, Aufmerksamkeit, Aktivität, Antriebs- und Aktivierungsfunktionen, Kurz- und Langzeitgedächtnis, Merkfähigkeit, zeitliche Einordnung und Markierung von Erlebnissen und Bewußtseinsinhalten, Bedeutung beim Lernprozeß und Arterhaltung.

Große sachliche Kenntnisse des Autors, präzise und deutliche Darstellung und nicht zuletzt Abbildungen von großer Qualität verleihen dem Buch einen hohen wissenschaftlichen Wert. Es ist ihm eine weite Verbreitung sehr zu wünschen. D. Kruska, Hannover

Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E.: **Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.** Bd. II: Eingeweide. 3. neubearb. Aufl. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1975. 430 S., 559 teils farb. Abb., 130,— DM.

Bereits in der letzten, 2. Auflage dieses Bandes aus dem Jahre 1967 wurde zukünftige Revision der Termini nach den international anerkannten Richtlinien der Nomina anatomica veterinaria (N. A. V.) in Aussicht gestellt. Diese kommen nunmehr in der vorliegenden 3., neubearbeiteten Auflage zur Anwendung. Das Grundkonzept der thematischen Darstellung bleibt erhalten. Die großen Kapitel Verdauungssystem (Kopfdarm, Rumpfdarm), Milz, Atmungssystem, Harn- und Geschlechtssystem (Harnorgane, Geschlechtsorgane) werden jeweils zunächst allgemeiner und vergleichender Betrachtung unterzogen. Im Anschluß finden sich speziellere Darstellungen für Fleischfresser (Hund, Katze), Schwein, Wiederkäuer (Rind, Schaf, Ziege) und Pferd. Neu ist auch ein ausführliches Literaturverzeichnis, welches zum großen Teil aus der englischen Ausgabe in Übersetzung von W. O. Sack übernommen, jedoch durch modernere Zitate erweitert wurde.

Dieser Band ist für den praktizierenden Tierarzt zweifellos der wichtigste des 5bändigen Werkes. Aber auch dem vergleichend-anatomisch arbeitenden Säugetierkundler wird er weiterhin unentbehrlich bleiben. D. Kruska, Hannover

Habermehl, K.-H.: **Die Altersbestimmung bei Haus- und Labortieren. 2. Aufl.** Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1975. 216 S., 129 Abb., brosch. DM 48,—.

Die 1. Auflage des Buches von Habermehl erschien 1961 unter dem Titel: „Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild". Der abgeänderte Titel der 2. Auflage macht wesentliche Änderungen deutlich. Der jetzt erschienene 1. Band behandelt nur noch Haustiere (Säugetiere und Geflügel) sowie die neu aufgenommenen Labortiere (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus, Ratte, Goldhamster). Der später folgende 2. Band soll dann der Altersbestimmung bei Pelztieren und beim jagdbaren Wild vorbehalten sein. Diese Zweiteilung wird im wesentlichen begründet mit der Aufnahme neuer Arten (Labortiere, 22 Seiten, und weitere Wildarten) sowie Ergänzungen und Erweiterungen des Textes.

Der jetzt vorliegende Teil ist gegenüber der 1. Auflage an verschiedenen Stellen textlich und durch neue Abbildungen ergänzt worden. Neben der Aufnahme der Labortiere ist besonders zu erwähnen, daß für alle Haussäugetiere auch die Altersbestimmung der Feten besprochen wird, was besonders für den Tierarzt von Nutzen sein wird. Auch die übrigen Ein-

fügungen erhöhen die Brauchbarkeit des bewährten Buches. Für die praktische Arbeit des Zoologen spielt das Buch als Hilfsmittel z. B. bei der Bearbeitung von Knochenfunden aus prähistorischen Siedlungen eine wichtige Rolle; hier muß man die für die Praxis des Tierarztes und des Jägers vielleicht belanglose Teilung des Werkes in zwei Bände bedauern, da Haus- und Jagdtiere gleichermaßen bearbeitet werden müssen. Zu bedauern ist auch der hohe Preis, der jetzt nur für den 1. Teil fast das Doppelte des Preises für die 1. Auflage beträgt.

H. Bohlken, Kiel

Bowles, J. B.: **Distribution and Biogeography of Mammals of Iowa.** Special Publications the Museum Texas Tech University, No. 9, 1975. 184 pp. 62 figs., $ 5,00.

Eine gründliche Zusammenstellung von Verbreitungsdaten der 70 Säuger-Arten in Iowa. Behandelt werden bei jeder Art die Verbreitung in Iowa, im allgemeinen mit Verbreitungskarte und Angabe von Einzelfundorten sowie knapper Darstellung des bevorzugten Lebensraumes. In einigen Fällen diskutiert der Verfasser Fragen der Feinsystematik, nur dann finden sich Schädel- und Körpermaße. Ein einleitender Abschnitt behandelt Klima, Geologie, Topographie, Hydrologie, Boden und Vegetation in Iowa. Eine Diskussion der biographischen Gegebenheiten unter Berücksichtigung der nacheiszeitlichen Klimawandlungen beschließt den Band.

H. Bohlken, Kiel

Weismann, E.: **Partnersuche und Ehen im Tierreich.** Jugendsachbuchreihe: Dynamische Biologie, Bd. 1. Ravensburg: Otto-Maier-Verlag. 1975. 144 S., 111 Abb., 26,– DM.

Eberhard Weismann und Andreas Bartsch beginnen als Herausgeber mit diesem Band eine neue populär-wissenschaftliche Sachbuchreihe, die 10 Bände umfassen soll. E. Weismann behandelt im 1. Band Partnersuche, Balz, Paarung, Zyklusregulierung und Eheformen im Tierreich. Vögel, Fische, Insekten, Spinnen und auch Säugetiere werden beispielhaft besprochen. Das Buch ist sehr flüssig geschrieben, didaktisch gut aufgebaut und instruktiv bebildert, so daß es den Leser sicher zu fesseln vermag. Es vermittelt eine Fülle von Informationen und macht auch komplizierte biologische Zusammenhänge anschaulich. Dieser 1. Band ist insgesamt ein vorzüglich gelungener Auftakt für die neue Reihe, der besonders auch den Pädagogen empfohlen sei.

H. Bohlken, Kiel

Klös, H.-G.; Lang, E. M.: **Zootierkrankheiten.** Krankheiten von Wildtieren im Zoo, Wildpark, Zirkus und in Privathand sowie ihre Therapie. Berlin – Hamburg: Paul Parey, 1976. 108 Abb., 32 Tab., Gzl. DM 148,–

Unter Mitarbeit von mehr als 20, größtenteils seit vielen Jahren in der klinischen Betreuung von Zootieren erfahrenen Praktikern, wird hier erstmalig ein Kompendium über das Spezialgebiet der Tiermedizin vorgelegt, das seit langem dringend gebraucht wird. Gegliedert nach der zoologischen Systematik werden für jede Säugetierordnung und für die Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische summarisch, medikamentelle Ruhigstellung, Parasitosen, Infektions-, Organ- und Mangelkrankheiten, Erfahrungen in der Jungtieraufzucht, Jungtierkrankheiten, Chirurgie und Geburtshilfe und im allgemeinen Teil Prophylaxe, allgemeine Ernährungsgrundsätze, Fixierung, amtsärztliche Belange u. a. abgehandelt. Für jedes Kapitel zeichnet ein Autor verantwortlich. Tabellen über tiergartenbiologisch wichtige Daten, wie Tragzeiten, Lebensalter, Milchzusammensetzungen, ferner Übersichten über die gebräuchlichen Antiparasitika und Präparate zur Immobilisation sowie für die Diagnostik wichtige physiologische Daten sind beigegeben. Das Literaturverzeichnis mit 1725 Zitaten zeigt, daß auch schwer zugängige Literatur verarbeitet wurde und erlaubt die Vertiefung. Ein Arzneimittelverzeichnis erleichtert die Orientierung und ein Register der Tiernamen, der deutschen und lateinischen, ermöglicht dem Tierarzt eine korrekte zoologische Benennung seiner Patienten, was erfahrungsgemäß nicht immer leicht fiel.

Das Werk ist zweifellos ein Meilenstein, nicht nur für die Praktiker in Zoo und Zirkus, sondern vor allem auch für die Tierärzte unentbehrlich, die gelegentlich Liebhabertiere zu versorgen haben. Und da Tierhaltung und Tierkrankheiten aufs engste verknüpft sind, wird es auch jeder mit der Haltung von Wildtieren befaßte Zoologe als wichtige Informationsquelle benutzen können, zumal den häufiger gehaltenen Kleinsäugetieren ein eigenes Kapitel gewidmet ist.

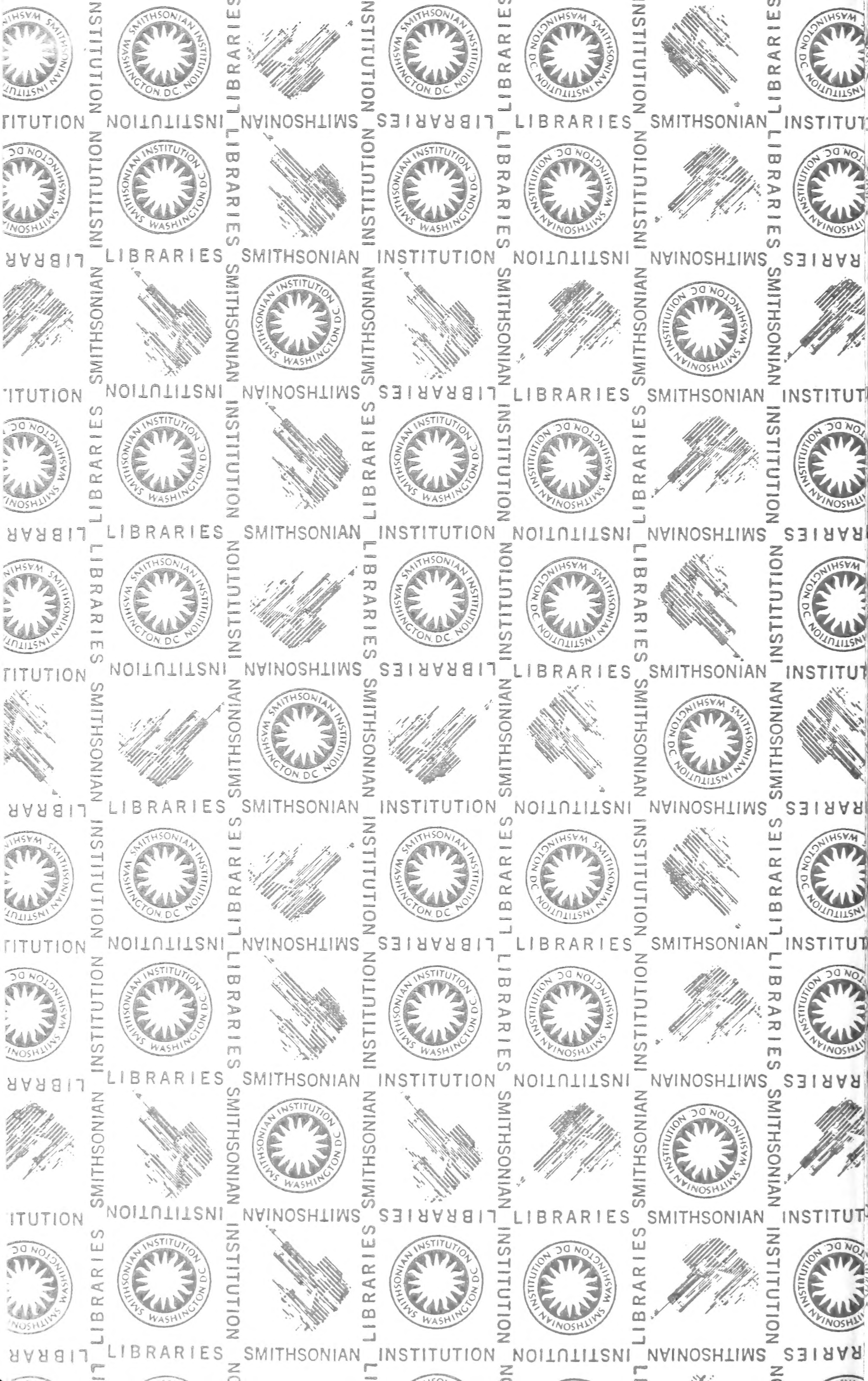
L. Dittrich, Hannover

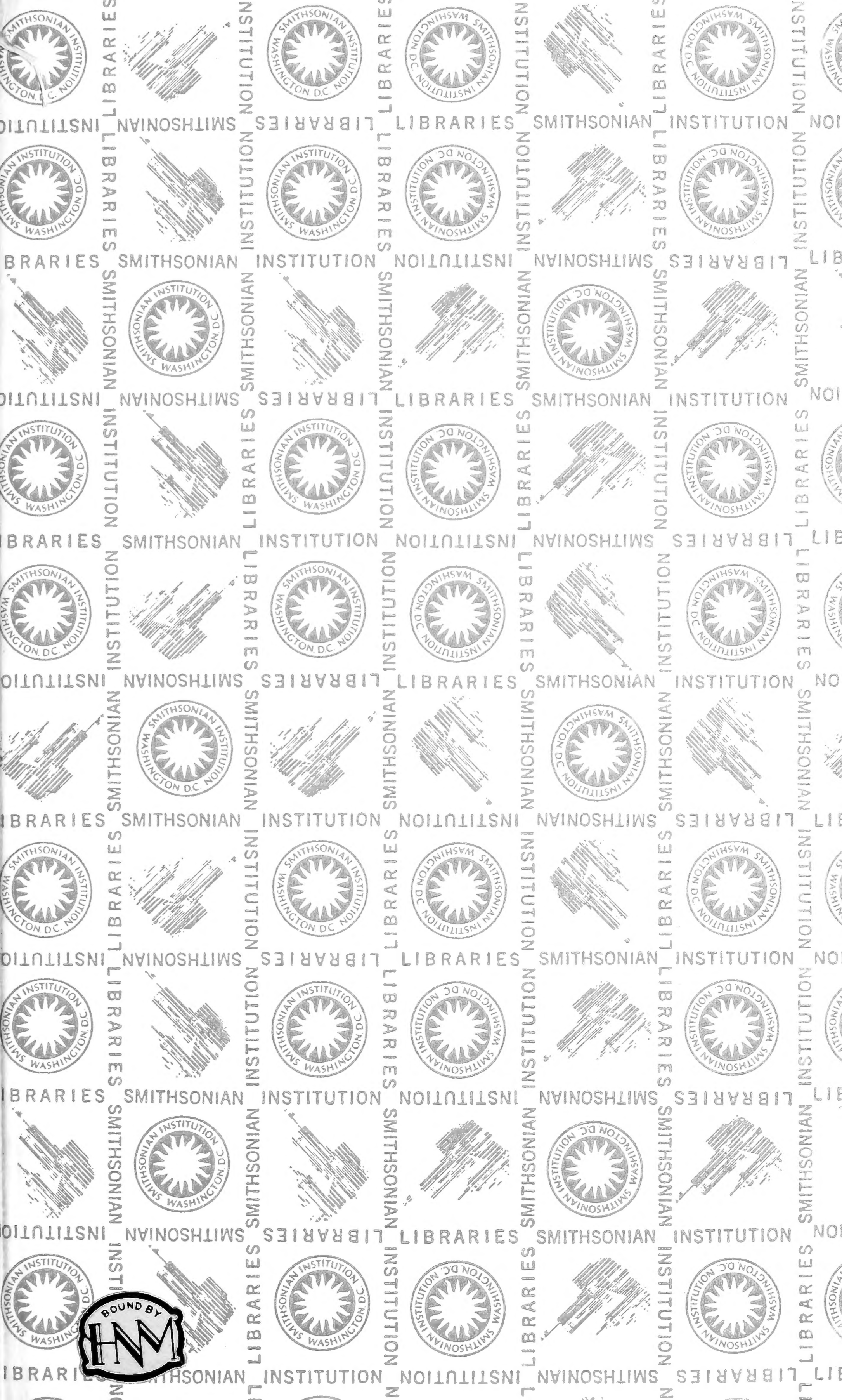
Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 162,— DM zuzügl. amtl. Postgebühren. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 29,70 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.










SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 0999